

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

PAR

Germaine PY

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES CYTOLOGIQUES SUR L'ASSISE NOURRI-
CIÈRE DES MICROSPORES ET LES MICROSPORES DES
PLANTES VASCULAIRES et en particulier sur le
comportement des constituants morphologiques
du cytoplasme.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

2 JUIL 1932

Soutenues le juin 1932, devant la Commission d'examen

MM. CAULLERY..... *Président.*

MAUGUIN } *Examineurs.*
GUILLIERMOND . }

PARIS

LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT

4, RUE DANTE, 4

1932

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

PAR

Germaine PY

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES CYTOLOGIQUES SUR L'ASSISE NOURRI-
CIÈRE DES MICROSPORES ET LES MICROSPORES DES
PLANTES VASCULAIRES et en particulier sur le
comportement des constituants morphologiques
du cytoplasme.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le juin 1932, devant la Commission d'examen

MM. CAULLERY..... *Président.*

MAUGUIN }
GUILLIERMOND. } *Examineurs.*

PARIS
LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT
4, RUE DANTE, 4

1932

Faculté des Sciences de l'Université de Paris

MM.

Doyen..... C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du globe.

Doyen honoraire. M. MOLLIARD.

*Professeurs
honoraire*

H. LE CHATELIER.
H. LEBESGUE.
A. FERNBACH.
A. LEDUC.
Emile PICARD.
Rémy PERRIER.

E. GOURSAT.... Analyse supérieure et algèbre supérieure.
P. JANET. Electrotechnique générale.
F. WALLERANT. Minéralogie.
P. PAINLEVÉ. Mécanique analytique et mécanique céleste.
M. CAULLERY. Zoologie (Évolution des êtres organisés).
Emile BOREL.... Calcul des probabilités et Physique mathém.
H. ABRAHAM. Physique.
M. MOLLIARD. Physiologie végétale.
E. CARTAN. Géométrie supérieure.
Gabriel BERTRAND. Chimie biologique.
Jean PERRIN. Chimie physique.
L. LAPICQUE. Physiologie générale.
M^{me} P. CURIE.. Physique générale et radioactivité.
G. URBAIN. Chimie générale.
L. MARCHIS. Aviation.
E. VESSIOT. Théorie des fonctions et théorie des trans-
formations.

Professeurs

A. COTTON. Physique générale.
J. DRACH. Application de l'analyse à la géométrie.
Charles FABRY. Physique.
R. LESPIEAU. Théories chimiques.
P. PORTIER. Physiologie comparée.
Charles PÉREZ. Zoologie.
E. BLAISE. Chimie organique.
P.-A. DANGEARD. Botanique.
Léon BERTRAND. Géologie structurale et géologie appliquée.
E. RABAUD. Biologie expérimentale.
G. JULIA. Calcul différentiel et Calcul intégral.
Paul MONTEL. Mécanique rationnelle.
V. AUGER. Chimie appliquée.
P. WINTREBERT. Anatomie et histologie comparées.
O. DUBOSCO.. Biologie maritime.
Eugène BLOCH. Physique théorique et physique céleste.
N. Étude des combustibles.
L. LUTAUD. Géographie physique et géologie dynamique.
Henri VILLAT.. Mécanique des fluides et applications.
Ch. JACOB. Géologie.
P. PASCAL. Chimie minérale.
Léon BRILLOUIN. Théories physiques.
E. ESCLANGON. Astronomie.
H. BÉNARD. Mécanique expérimentale des fluides.
C. MAUGUIN. Minéralogie.
L. BLARINGHEM. Botanique.
A. GUILLIERMOND. Botanique (P.C.N.).
A. DENJOY. Mathématiques générales.
A. DUFOUR. Physique (P. C. N.)
H. BÉGHIN. Mécanique physique et expérimentale.

E. PÉCHARD ... Chimie (Enseig^t P.C.N.)
A. GUILLET ... Physique.
M. GUICHARD. Chimie minérale.
A. MICHEL-LÉVY. Pétrographie.
A. DEREIMS..... Géologie.
H. MOUTON. Chimie physique.
L. DUNOYER ... Optique appliquée.
M. JAVILLIER. .. Chimie biologique.
ROBERT-LÉVY. Zoologie.
A. DEBIERNE. .. Radioactivité.
E. DARMOIS..... Physique.
G. BRUHAT. Physique.
F. PICARD Zoologie (Évolution
des êtres organisés).
L. JOLEAUD..... Paléontologie.
M. FRÉCHET. Calcul des Probabilités
et Physiques mathé-
matiques.

M^{me} RAMART-LUCAS Chimie organique.
FOCH..... Mécanique expérimentale des fluides.
PAUTHENIER..... Physique (P.C.N.).
VILLEY Mécanique physique
et expérimentale.
De BROGLIE.... Théories physiques.
LABROUSTE. Physique du Globe
FREUNDLER Chimie (P.C.N.).
PRENANT Zoologie.
P. JOB..... Chimie générale.
CHRÉTIEN. Optique appliquée.
BOHN Zoologie (P. C. N.)
COMBES Sciences natur. (P.C.N.)
GARNIER Mécanique rationnelle.

Secrétaire A. PACAUD
Secrétaire honoraire... D. TOMBECK.



A mon père
A tous les miens



Digitized by the Internet Archive
in 2026

RECHERCHES CYTOLOGIQUES SUR L'ASSISE NOURRICIÈRE DES MICROSPORES ET LES MICROSPORES DES PLANTES VASCULAIRES

INTRODUCTION

Les recherches cytologiques effectuées depuis 1910, tant par les méthodes dites mitochondriales que par l'observation directe, avec ou sans l'aide des colorants vitaux, ont réalisé des progrès considérables dans la connaissance de la structure de la cellule. Elles ont montré que, exception faite pour les Bactéries et les Cyanophycées, cette structure se ramène à un schéma général s'appliquant aussi bien aux cellules animales qu'aux cellules végétales. Il est définitivement établi aujourd'hui, qu'en dehors du noyau, toute cellule renferme d'une manière constante, dans son cytoplasme, deux catégories d'éléments : 1^o des chondriosomes dont l'ensemble constitue le chondriome, 2^o des vacuoles dont l'ensemble peut être désigné sous le nom de système vacuolaire. La cellule des végétaux chlorophylliens se distingue cependant de toutes les autres cellules par la dualité de son chondriome. Les travaux de GUILLIERMOND, EMBERGER et MANGENOT ont, en effet, prouvé que le chondriome de ces végétaux est constitué par deux lignées de chondriosomes conservant leur individualité au cours du développement et n'ayant entre elles aucun lien génétique : l'une dont le rôle est encore insuffisamment connu, est assimilable au chondriome des Animaux et des Champignons ; l'autre, spéciale aux Végétaux chlorophylliens et correspondant aux plastes, est en relation directe avec la photo-

synthèse qui caractérise ces Végétaux; les éléments de cette lignée jouent un rôle essentiel dans la formation de l'amidon et des pigments carotinoïdes. Ces deux lignées de chondriosomes présentent cependant, l'une et l'autre, les mêmes caractères morphologiques et histochimiques et ne peuvent être distinguées dans toutes les cellules embryonnaires. Elles se distinguent dans les cellules adultes parce que les éléments de l'une d'elles élaborent l'amidon, la chlorophylle et les pigments xanthophylliens ou carotinoïdes. Mais l'étude du chondriome dans les Végétaux chlorophylliens inférieurs où la chlorophylle est sécrétée d'une manière permanente et qui renferment, à tous les stades de leur développement, y compris dans l'œuf, à la fois des chloroplastes et des chondriosomes ordinaires, démontrent qu'il y a lieu de distinguer, parmi les éléments du chondriome des cellules embryonnaires des Phanérogames, deux catégories d'éléments dont l'une est seule susceptible de produire de la chlorophylle, de l'amidon, etc.

On ne peut douter, par ce qui vient d'être dit, que les plastes ont un rôle important dans l'élaboration de divers produits du métabolisme.

D'autre part, les vacuoles sont un lieu d'accumulation d'un grand nombre de produits de l'activité cellulaire et il semble qu'elles traduisent, par les modifications qu'elles subissent au cours du développement, certains états physiologiques.

Il m'a donc semblé intéressant de suivre très attentivement l'évolution de ces deux constituants morphologiques de la cellule dans une assise dont la fonction paraît être uniquement de sécréter les produits nécessaires à la croissance des grains de pollen.

Il n'existe guère, dans le règne végétal, d'exemples analogues à celui de ce tissu exclusivement spécialisé dans une fonction trophique et qui est disposé, en même temps, à la manière des cellules glandulaires animales, c'est-à-dire autour d'une cavité dans laquelle est déversé le produit sécrété.

Une telle assise est évidemment le siège de phénomènes d'élaboration très importants et présente, par conséquent, un intérêt cytologique spécial. Le chondriome et les vacuoles, notamment, doivent donc présenter, dans de telles cellules, des modifications fonctionnelles particulièrement importantes.

Il peut paraître arbitraire d'entreprendre une semblable étude

sans tenir compte du noyau, dont on connaît le rôle essentiel dans la vie cellulaire et qui doit certainement présider à toutes les synthèses du protoplasme. Les fixateurs mitochondriaux conservent bien ce dernier, ce qui permet de suivre son évolution parallèlement à celle des éléments cytoplasmiques. De plus, des travaux très complets (BONNET, MASCRÉ), dont il sera tenu compte, ont déjà été poursuivis sur le noyau des cellules nourricières.

Il eut été illogique d'étudier l'assise nourricière sans s'occuper des éléments qui utilisent les produits de son activité, c'est-à-dire les grains de pollen. C'est pourquoi j'ai mené de front ces deux études. Observer le chondriome et les vacuoles de ces assises, voir s'il y a un rapport dans leur comportement, comparer enfin, ces deux tissus qui paraissent si voisins que beaucoup d'auteurs leur supposent une origine identique, tel a été le but de ce travail.

Afin de tirer des conclusions qui puissent avoir un caractère de généralité (les recherches ayant été faites jusqu'à maintenant dans cet ordre d'idée se rapportant toutes à quelques plantes ou familles isolées et étant très fragmentaires) des exemples très divers ont été choisis. Entre les Composées, famille la plus évoluée de toutes les Dicotylédones, et les Renonculacées, une des familles les plus primitives de ce groupe, j'ai essayé de prendre les exemples qui me semblaient les plus intéressants, par leurs caractères spéciaux, choisis parmi les Euphorbiacées, les Asclépiadacées, les Gentianacées (à cause de leurs tapis plasmodiaux), les Scrophulariacées.

J'ai complété ces recherches par l'étude de quelques Monocotylédones, Gymnospermes et Cryptogames vasculaires.

Qu'il me soit permis, au seuil de ce travail, d'émettre le regret de n'avoir pu étudier un plus grand nombre d'espèces ; j'espère bien pouvoir le faire, plus tard, de façon à compléter ces recherches.

* * *

Mon Maître, Monsieur le Professeur GUILLIERMOND, m'a guidée, pendant trois ans, avec un incomparable dévouement, et m'a fait profiter, chaque jour, de sa magistrale expérience. Son enseignement quotidien, sa méthode critique ont grandement influé sur la for-

mation de mon esprit. Je lui demande de vouloir bien agréer l'expression de ma très vive reconnaissance et de tout mon attachement.

M. le Professeur MANGIN dont les conseils m'ont été si précieux, et qui a bien voulu présenter mes notes préliminaires à l'Académie des Sciences, M. le Professeur MOLLIARD, en acceptant de publier mon mémoire dans sa Revue, M. le Professeur BLARINGHEM auquel je dois un matériel dont il est seul à disposer, se sont acquis de grands titres à ma gratitude. Qu'ils veuillent bien en trouver ici l'expression respectueuse.

M. le Professeur CAULLERY a bien voulu accepter la présidence du jury de ma thèse. Je ressens vivement l'honneur qu'il m'a fait et lui exprime toute ma reconnaissance.

M. MANGENOT, maître de Conférences à la Faculté des Sciences de Rennes, grâce à sa grande compétence et à son inlassable complaisance, m'a été un secours très précieux. Qu'il me soit permis d'exprimer le regret de ne plus pouvoir profiter de sa culture et de ses conseils et de lui témoigner ma très sincère gratitude.

A Messieurs COMBES, LUTZ et MASCRÉ dont les suggestions m'ont été précieuses, j'adresse mes respectueux remerciements.

A tous mes camarades enfin, dont la cordialité et l'esprit d'entr'aide me laissent un si excellent souvenir et en particulier à MM. DORNESCO, HEYN, MALENÇON, SIMONET, je garde une vive et cordiale reconnaissance.

Je ne saurais non plus oublier l'honneur que m'a fait le Conseil de la Faculté en me donnant l'appui nécessaire pour achever ce travail.

TECHNIQUE ET MATÉRIEL

Pour des recherches du genre de celles qui vont être exposées dans ce travail, la technique cytologique joue un rôle de tout premier plan. Des cellules d'assise nourricière, par exemple, ne semblent pas pouvoir être observées vitalement sans être lésées et une observation vitale défectueuse est aussi dangereuse, au point de vue de l'exactitude des résultats, qu'une fixation mal réussie.

C'est pourquoi ma première préoccupation, lorsque j'ai entrepris ces recherches, a été d'acquérir une technique aussi fidèle que possible. Celle-ci comprend un certain nombre d'opérations aussi importantes les unes que les autres et que nous examinerons successivement.

LES FIXATEURS ET LA FIXATION

La fixation est une des opérations les plus délicates de la technique mitochondriale.

Les objets ont toujours été fixés sur place ou, au plus, deux ou trois heures après leur prélèvement. Dans ce cas, les plantes entières, ou de grands rameaux floraux, étaient conservés, dans une boîte en fer blanc, jusqu'au moment de la fixation.

Les anthères, suivant leur taille, étaient débités en rondelles assez minces ou coupées longitudinalement suivant leur connectif.

Le matériel doit être immergé dans le fixateur, ce qu'on obtient soit en chassant l'air à la trompe, soit en recouvrant les objets d'une légère couche de coton hydrophile (méthode à recommander lorsque les fixations sont faites en excursion, par exemple).

Les échantillons d'une même plante ont, presque toujours, été fixés dans plusieurs liquides différents de façon à pouvoir contrôler les résultats obtenus par les différents modes de fixation.

Ces liquides fixateurs ne contenaient jamais d'alcool et encore moins d'acide acétique, même à l'état de traces (on sait très bien maintenant que ces produits altèrent toujours plus ou moins le chondriome), et étaient généralement constitués par le mélange de deux de ces trois corps: bichromate de potassium, sublimé et formol. Un seul des liquides, dont les formules seront données plus loin, est à base d'acide chromique et d'acide osmique: je veux parler du liquide de MEVES. Ce fixateur présente l'avantage de conserver, à côté du chondriome, les grains osmioréducteurs. Mais par suite de la présence d'acide osmique, il est beaucoup moins pénétrant et, par conséquent, n'est pas toujours fidèle. Cependant, lorsqu'il donne de bons résultats (et il est à conseiller de toujours les comparer à ceux obtenus avec d'autres liquides fixateurs plus sûrs) les images qu'on obtient après la coloration de Küll, par exemple, sont de toute beauté.

Les objets, après la fixation, ont toujours été lavés plusieurs fois dans du bichromate de potassium à 3%, puis soumis à une postchromisation, c'est-à-dire à un séjour plus ou moins long dans une solution saturée ou non de bichromate de potassium. Les résultats obtenus après postchromisation ont toujours été supérieurs aux autres. On admet que cette opération a pour effet d'insolubiliser les lipoïdes mitochondriaux vis-à-vis des solvants organiques neutres (alcool, xylol, etc...) qui seront utilisés au cours de l'inclusion dans la paraffine.

La durée de cette postchromisation sera indiquée en même temps que les formules des liquides fixateurs qui vont être données maintenant.

Liquide de Regaud

Bichromate de potassium 3 %	8 parties
Formol neutre 40 % (formol addition. de $\text{CO}^3 \text{Ca}$)	2 parties
(Ne mélanger qu'au moment de l'emploi).	

Durée de la fixation 4 jours (renouveler le liquide lorsqu'il se trouble).

Postchromisation de 8 à 15 jours dans le bichromate de potassium à 3 %.

Le liquide de Regaud est maintenant connu de tous les cytologistes et son éloge n'est plus à faire. Dernièrement encore, A.

GUILLIERMOND, dans ses recherches ultramicroscopiques sur des cellules végétales, a montré que c'était le meilleur des fixateurs, paraissant même coaguler le noyau d'une façon plus fidèle que les fixateurs nucléaires.

Suivant les objets, la postchromisation de 8 jours était suffisante ou, au contraire, les résultats semblaient meilleurs après un traitement plus prolongé. D'une façon générale, sur mon matériel, une postchromisation trop courte m'a donné de mauvais résultats, alors qu'une postchromisation longue (3 semaines par exemple) n'a jamais été défectueuse.

Liquide de Helly

Bichromate de potassium	2,5 gr.
Sublimé	5 gr.
Eau	100 gr.

Préparer la solution à l'avance et, au moment de l'emploi, prélever 9 volumes de la liqueur et y ajouter 1 volume de formol neutre à 40 %.

Durée de la fixation : 7 heures (au plus).

Postchromisation de 48 heures dans une solution saturée de bichromate de potassium à l'étuve à 40° environ.

Le liquide de HELLY présente, sur celui de REGAUD, l'avantage d'être beaucoup plus rapide. Il est souvent moins fidèle, mais lorsqu'il réussit, les images qu'il donne ne le cèdent en rien à celles du liquide de REGAUD.

Sublimé-formol

Ce liquide m'a été indiqué par G. MANGENOT. J'ai fait différents essais quant aux durées de fixation et aux proportions des divers constituants du mélange. J'ai essayé la postchromisation. Voici la formule qui m'a donné les meilleurs résultats :

Sublimé (saturé à chaud)	8 parties
Formol neutre 40 %	2 parties
(Faire le mélange au moment de l'emploi).	

Durée de la fixation : 48 heures.

Postchromisation dans le bichromate de potassium à 3 %, d'une durée de 8 à 15 jours.

Suite des traitements comme pour les autres fixations.

Cette fixation est très recommandable et a donné, avec mon matériel, des résultats plus constants que celle de HELLY et des figures qui, du point de vue de la fidélité, ne le cèdent en rien aux deux fixateurs précédents. Cette méthode présente le seul désavantage d'être presque aussi longue que celle de REGAUD.

Les résultats ont été moins constants, mais souvent très bons aussi, avec la même solution de sublimé additionnée de 50 % d'eau.

De même, lorsque le temps manque, la postchromisation 48 heures à chaud, dans du bichromate de potassium saturé, comme pour le HELLY, donne des résultats satisfaisants.

Formol

J'ai essayé le formol pour quelques Ptéridophytes qui paraissent difficiles à fixer. J'ai très rarement obtenu des résultats satisfaisants, et encore ceux-ci n'égalent jamais ceux réalisés avec les liquides fixateurs précédemment cités.

Cependant, le formol m'a été un précieux auxiliaire lorsque je l'ai employé très dilué (4 ou 5 gouttes dans 20 cm³ environ) pour conserver du matériel frais. Au bout de plusieurs années, celui-ci était toujours en bon état et pouvait servir pour les réactions microchimiques.

Liquide de Meves

Acide chromique 1 %.....	15 parties
Acide osmique 2 %.....	4 —

Durée de la fixation : 24 heures environ.

Postchromisation dans le bichromate de potassium à 3 % : 8 jours environ.

Le gros inconvénient du liquide de MEVES est, comme nous l'avons déjà dit, son peu de pénétration qui rend hasardeuse la fixation.

Pour vérifier certains résultats obtenus avec les techniques mitochondriales sur la localisation des vacuoles, j'ai eu parfois recours à l'emploi de fixateurs du système vacuolaire, c'est-à-dire de fixateurs de l'appareil de GOLGI, celui-ci semblant correspondre, au moins en partie, à celui-là.

Trois liquides ont été employés, deux donnant des impré-

gnations argentiques des vacuoles, l'autre des imprégnations osmiques.

Ces techniques n'ont qu'une valeur de contrôle, car leurs résultats sont très variables, les chondriosomes étant parfois imprégnés alors que les vacuoles ne sont pas mises en évidence. La meilleure méthode d'observation des vacuoles, la seule qui soit sûre, est la coloration vitale.

Voici la formule des liquides employés :

Liquide de Cajal-alcool

Nitrate d'urane	1 gr.
Alcool absolu.....	30 cm ³
Eau	80 cm ³
Au moment de l'emploi ajouter :	
Formol neutre à 40 %.....	20 cm ³

Durée de la fixation: 24 h. à l'obscurité et à 0°. Laver rapidement puis traiter par un bain de

Nitrate d'argent à 1,5 %
pendant 24 heures. Laver un quart d'heure à l'eau distillée renouvelée puis mettre dans

* *Bain* (pendant 24 heures) dans le liquide suivant :

Eau	100 cm ³
SO ³ Na ²	0 gr. 5
Hydroquinone	2 gr.
Formol	15 cm ³

Laver un quart d'heure à l'eau distillée renouvelée, puis déshydrater.

Liquide de Da Fano

Nitrate de cobalt	1 gr.
Eau	85 cm ³
Formol.....	15 cm ³
(Ajouter le formol au moment de l'emploi).	

Durée, 24 heures à 0° dans le liquide refroidi préalablement. Laver rapidement, puis mettre dans

Bain de nitrate d'argent à 1,5 % pendant 24 ou 48 heures.

Pour la suite, reprendre la série des opérations indiquées dans la technique précédente à partir de l'astérisque.

Liquide de Champy et imprégnation de Kolatcheff

On fixe dans le liquide de CHAMPY :

Acide chromique à 1 %.....	4 ou 7 parties
Acide osmique à 2 %.....	2 ou 4 —
Bichromate de potassium à 3 %.....	4 ou 7 —

Durée de la fixation 24 heures, à 0°.

Laver 12 heures, puis mettre dans

Bain d'acide osmique à 2 % à l'étuve à 37° pendant 4 à 16 jours (on retire un lot tous les quatre jours).

Laver dans eau distillée à 37° pendant 6 heures. Passer dans l'eau froide, puis déshydrater.

Les coupes sont montées dans le baume et observées directement.

LA DÉSHYDRATATION, LE MONTAGE, LE COLLAGE

Les objets sortis du fixateur ont toujours été lavés 24 heures à l'eau courante, puis déshydratés très soigneusement et enfin inclus dans la paraffine.

Les coupes ont été collées soit à la gélatine, soit à l'albumine ; mais, pour avoir des résultats constants avec les Cryptogames vasculaires, le collodionage indiqué par REGAUD était nécessaire. Cette dernière technique est absolument parfaite si les produits nécessaires sont purs. La mince couche de collodion déposée sur les lames au moment du déparaffinage, ne gêne aucunement les traitements ultérieurs et disparaît, sans laisser de trace, dans l'alcool absolu, au moment du montage dans le baume de Canada.

LA COLORATION*Coloration par l'hématoxyline ferrique*

La coloration la plus fréquemment employée a été celle à l'hématoxyline de REGAUD :

Mordantage de 24 heures dans une solution à 5 % d'alun de fer ammoniacal, lavage rapide, coloration pendant 24 heures dans le mélange suivant :

Hématoxyline de Grübler	1 gr.
Alcool à 95°	10 cm ³
Glycérine.	10 cm ³
Eau distillée	80 cm ³

Les préparations sont alors surcolorées. On les lave, puis on les décolore partiellement (différenciation), dans une solution d'alun de fer ammoniacal, également à 5 %. Il est nécessaire, de surveiller cette différenciation au microscope, sous l'objectif à immersion. Pour cela, on monte provisoirement les coupes dans la glycérine. Lorsque la coloration optima est obtenue, on lave, puis on colore le fond du cytoplasme par un bain d'une durée de 1 à 2 minutes dans une solution aqueuse d'érythrosine très peu concentrée. On lave de nouveau rapidement, on déshydrate, puis on monte dans du baume de Canada au xylol.

Coloration de Küll

La coloration de KÜLL est particulièrement intéressante à pratiquer lorsque les coupes sont fixées au liquide de MEVES. Elle permet d'obtenir le chondriome en rouge ce qui facilite l'observation des rapports qu'il peut présenter avec les grains osmioréducteurs qui demeurent marron-brun sous l'influence de l'acide osmique.

Les coupes lavées sont colorées à chaud par la solution suivante :

Fuschine acide (Grübler)	10 gr.
Eau anilinée saturée.....	100 cm ³

On laisse refroidir, puis on lave à l'eau distillée. On passe ensuite rapidement dans la solution :

Bleu de toluidine.....	0 gr. 5
Eau anilinée saturée.....	100 cm ³

On lave, puis on différencie par une solution alcoolique d'aurantia à 0,5 %. On lave à l'alcool à 70°, puis à l'eau et on monte.

Le chondriome est coloré en rouge, les éléments nucléaires en bleu-vert.

J'ai presque toujours supprimé la coloration au bleu de toluidine qui complique la technique sans l'améliorer. Lorsque je désirais différencier les éléments nucléaires, j'employais de préférence la coloration de VOLKONSKY. Lorsque la différenciation par l'aurantia

est trop rapide, ce qui arrive fréquemment, il suffit de diluer la solution avec de l'alcool à 70°.

Coloration de Volkonsky

Les coupes lavées sont traitées de la façon suivante :

1° Coloration sur platine chauffante avec une solution de rubine S à 20 % dans l'eau distillée anilinée ;

2° Lavage à l'eau distillée ;

3° Différenciation par une solution d'aurantia à 0,5 % dans l'alcool à 70° ;

4° Lavage rapide ;

5° Bain de 3 à 4 minutes dans :

Acide phosphomolybdique.	1 gr.
Soude normale	10 cm ³
Eau distillée	90 cm ³

6° Lavage minutieux ;

7° Coloration de 10 à 15 minutes par :

Violet de méthylène	0 gr. 4
Azur II de méthylène.....	0 gr. 1
Carbonate de potassium	0 gr. 1
Glycérine pure	50 cm ³
Eau distillée	50 cm ³

8° Lavage à l'eau distillée ;

9° Différenciation par le tanin orange de UNNA ;

10° Lavage, déshydratation, puis montage dans du baume de Canada naturel.

Cette technique réussit très bien : particulièrement après la fixation de HELLY, mais a le défaut d'être longue. Elle permet, dans certains cas, de différencier très facilement des éléments dont l'origine est douteuse, le chondriome étant coloré en rouge et les éléments nucléaires en vert.

RÉACTIONS SPÉCIFIQUES DE CERTAINS PRODUITS CELLULAIRES

1° Protéides.

Pour les protéides, seule la réaction de MILLON-DENIGÈS a été employée dans ces recherches. La liqueur a la composition suivante :

Nitrite de sodium	2 gr.
Nitrate mercurique à 60° B	10 cm ³
Eau	100 cm ³

Les coupes sont traitées par ce réactif, puis chauffées doucement. Les inclusions protéiques prennent une coloration rouge-brique.

2° Lipoïdes.

L'acide osmique colore en brun les corps gras, soit par précipitation d'osmium métallique à leur surface, soit, suivant un travail moderne, par la formation d'un hydrate du dioxyde OsO² (Partington J. R. and Huntingbord).

Le Soudan III donne une coloration rose.

Le bleu d'indophénol naissant (Nadi) colore en bleu les graisses et en violet les essences (ZWEIBAUM et MANGENOT).

On l'obtient à partir des deux solutions suivantes :

1° Potasse caustique.....	0 gr. 2
Eau distillée	100 gr.
Naphtol α.....	0 gr. 5

On chauffe légèrement pour dissoudre le naphtol dans la solution alcaline.

2° Chlorhydrate de diméthyl-paraphénylène-diamine	0 gr. 5
Eau distillée	100 gr.

On prend 3 centimètres cubes de chacune de ces solutions et on ajoute 20 cm³ d'eau distillée. On observe la préparation dans cette nouvelle solution.

L'acide sulfurique concentré et le *molybdate d'ammonium* mélangés en parties égales directement sur la préparation donnent une coloration verte des lipoïdes.

Le *Bleu de Nil* donne une teinte bleue aux graisses.

3° Tanins.

Les tanins sont des produits très fréquents dans les vacuoles. Ils se colorent en jaune par le bichromate de potassium. Les fixateurs mitochondriaux employés contenant tous ce réactif, les tanins, sur ces coupes, apparaissent colorés en jaune plus ou moins intense. De plus, traités par un sel de fer, le perchlorure par exemple, ils donnent une coloration bleue noire ou verte très foncée (réaction de l'encre).

4° Cutine et Subérine.

Le *Soudan III* est encore employé ici. Il colore les acides gras que contiennent toujours la subérine et la cutine.

La *teinture d'orcanette* (*Alkanna tinctoria*) colore cutine et subérine en rouge, après traitement par la potasse et l'eau de Javel, comme pour le *Soudan III*.

La *potasse concentrée* confère aux tissus subérifiés et cutinisés une teinte jaune. Si l'on chauffe doucement, cette coloration devient jaune ocre très intense et la membrane prend une apparence granuleuse, dans toute son épaisseur ou seulement suivant une mince lamelle. Si on porte à l'ébullition, des « balles » de phellonate de potassium apparaissent, font hernie hors de la membrane et se colorent par le chloriodure de zinc en violet; après lavage de la coupe, les balles sont en grande partie fondues (réaction de GILSON).

5° Membranes lignifiées.

Le *vert d'iode en solution acétique* colore en vert la lignine (cette coloration s'adresse aux composés azotés qu'elle contient).

La *phloroglucine* en solution alcoolique, additionnée d'acide chlorhydrique concentré donne une coloration rouge.

Le *chlorhydrate de benzidine* en solution étendue donne une coloration rose de la lignine.

6° Cellulose.

L'*acide sulfurique* concentré hydrolyse la cellulose et les produits obtenus se colorent en bleu par l'iodo-iodure de potassium.

Le *traitement par l'acide iodhydrique* fumant pendant 1/2 minute, puis le lavage par une solution de chloral concentré donne une coloration rose avec la cellulose.

7° Substances aldéhydiques.

Ces substances existent, d'après GENEAU DE LAMARLIÈRE, dans les membranes lignifiées et cutinisées.

On peut les déceler avec les réactifs de SCHIFF, de PASTEUR et la liqueur de TOLLENS.

La *liqueur de SCHIFF* a été le seul réactif employé. On l'obtient en décolorant de la fuchsine par l'acide sulfureux. On monte dans la solution et on observe au microscope. Les substances aldéhydiques recolorent la fuchsine en rouge.

8° Mucilages.

Les mucilages peuvent être pectosiques, cellulosiques ou callosiques.

D'après les recherches modernes, les mucilages ne sont pas des corps bien définis, mais correspondent plutôt à un ensemble de corps différents se trouvant dans un même état physique particulier.

Ils sont insolubles dans l'alcool et l'éther. Ils gonflent souvent dans l'eau; pour les coaguler, on passe alors quelques minutes les coupes faites à sec dans une solution d'acétate de plomb à 10 %. On lave ensuite à l'eau.

MOLISCH recommande les deux réactions suivantes qui ne s'adressent qu'aux corps mucilagineux renfermant des pentosanes :

1° *Orcine chlorhydrique* :

Mettre les coupes dans une solution d'orcine à 4 % pendant un certain temps; puis les retirer, faire couler l'excès de réactif de la coupe et ajouter de l'acide chlorhydrique concentré. Une coloration violette ou bleue apparaît s'il y a des pentosanes. Dans certains cas, il faut chauffer légèrement.

2° *Sulfate de cuivre et potasse caustique* :

Les coupes sont passées successivement dans un bain de sulfate de cuivre à 10 %, puis de potasse à 10 %; les mucilages sont colorés en bleu ciel.

Cette dernière réaction donne des figures non fidèles.

L'hématoxyline de DELAFIELD confère aux mucilages une coloration violette.

La double coloration de LUTZ permet de colorer les mucilages en rouge et les autres produits cellulaires en vert par la méthode suivante (qui est une modification de celle de MANGIN).

Opérer en milieu neutre ou légèrement acide pendant toute la durée des opérations.

Mettre les coupes dans l'alcool, puis passer quelques minutes dans la solution :

Rouge neutre (synonyme de rouge de Cassella)	0 gr. 25
Alcool à 90°	20 gr.
Eau distillée	20 gr.

Laver rapidement dans l'eau distillée, puis mettre dans la solution :

Vert acide J 3 E Poirier.	0 gr. 10
Alcool à 90°	20 gr.
Eau distillée	30 gr.

Laver très rapidement et observer de suite dans un mélange de glycérine et d'alcool.

On peut naturellement ne faire que la coloration avec le rouge neutre, c'est elle qui indique les mucilages. La coloration au vert acide J3E est une coloration de fond.

Le rouge de ruthénium donne une teinte ponceau.

Le bleu de méthylène produit une coloration violette qui disparaît par traitement à l'acide acétique dilué (alors que le protoplasme demeure bleu).

Le bleu coton C4B en solution acétique, réactif de la callose, colore les mucilages callosiques en bleu.

Mentionnons encore le bleu de naphtylène R et la safranine.

L'OBSERVATION VITALE

Depuis quelques années, l'observation vitale a pris une grande place, et avec juste raison, dans la Cytologie moderne. Cela se conçoit aisément, car c'est en effet la méthode la plus rationnelle, puisqu'elle ne fait subir aucun traitement à la cellule et qu'elle permet de suivre directement les modifications dont celle-ci est le siège au cours de son activité. Au contraire, les fixateurs coagulent le protoplasme et par conséquent modifient inévitablement sa structure et risquent de ne donner que les images de son « agonie ». C'est pourquoi on doit leur préférer autant que possible la première méthode. Malgré ces restrictions, ils sont indispensables, et permettent de voir plus distinctement les éléments décelables par l'observation vitale. Beaucoup d'éléments cellulaires sont difficilement visibles par la méthode directe. La fixation, au contraire, les rend très apparents et même si elle les altère, elle les signale toujours à l'attention, ce qui permettra par d'autres procédés de pouvoir peut-être les étudier de manière plus précise.

La fixation a, de plus, l'avantage de donner des images qui peuvent être conservées intactes pendant de nombreuses années. La méthode idéale consiste à contrôler par l'observation vitale, ce qu'on aperçoit par les méthodes de fixation et de coloration.

C'est ce que nous avons essayé de faire dans les rares cas où le matériel le permettait.

L'observation vitale demande un grand nombre de précautions. Les objets ont été observés dans le liquide de RINGER dont voici la composition :

Chlorure de sodium.. .. .	6 gr.
— de potassium	0 gr. 755
— de calcium	0 gr. 10
Bicarbonat de sodium	0 gr. 10
Eau distillée	1000 gr.

Les mouvements cytoplasmiques de même que la coloration strictement limitée au noyau, indiquent le parfait état de la cellule. Les mouvements browniens indiquent, au contraire, que les cellules sont en voie d'altération. Pour la coloration vitale au rouge neutre, on fait une solution assez concentrée de rouge neutre dans de l'eau de source (l'eau distillée étant acide, la coloration réussit moins bien) et on ajoute plusieurs gouttes de cette solution à du liquide de RINGER contenu dans un verre de montre. Les anthères, simplement coupées en deux, sont immergées dans ce nouveau liquide. Quelques minutes après, on prend une des moitiés d'anthère et on fait sortir le contenu pollinique en appuyant avec une aiguille lancéolée sur l'extrémité opposée à la section. On peut conclure que la cellule est morte lorsque les noyaux et le cytoplasme se colorent en rouge.

LE MATÉRIEL

Le matériel examiné, toujours prélevé sur plusieurs pieds, et sur ceux qui paraissaient le plus vigoureux, a porté sur les espèces suivantes :

Equisetum arvense

Todea barbara

Ginkgo biloba

Pinus sylvestris

Triticum abyssinum × *Ægilops ovata*

Allium nutans

Iris « Mlle Schwartz ».

Helleborus foetidus

Euphorbia Sauliana

— *peplus*

— *lophogona*

Gentiana cruciata

— *procumbens*

Vincetoxicum officinale

Apocynum androceum

Digitalis lutea

— *purpurea*

— *luteo-purpurea*

Senecio vulgaris

Erigeron canadensis.

PREMIÈRE PARTIE

ÉTUDE DE L'ASSISE NOURRICIÈRE
DES MICROSPORES

CHAPITRE PREMIER

HISTORIQUE

L'assise nourricière des grains de pollen a été fort peu étudiée jusqu'à une époque assez récente, l'attention des botanistes ayant, de tout temps, été attirée par la formation du tissu qu'elle enveloppe, le tissu pollinique : ce qui s'explique par l'importance de ce dernier dans la sexualité.

Alors que les grains de pollen sont décrits et dessinés depuis la fin du ^{xvii}^e siècle, il faut atteindre le milieu du ^{xix}^e siècle pour rencontrer, pour la première fois, signalée par BRONGNIARD en 1826 dans l'étamine de *Cucurbita pepo*, l'assise nourricière qui ne sera dessinée qu'en 1832 par MIRBEL sans être citée du reste. (Cet auteur ne parle que d'un liquide nourricier fluide).

C'est à MEYEN que reviendra l'honneur, en 1839, de montrer la généralité de l'assise nourricière et d'indiquer son rôle nutritif.

NAEGELI, en 1842, fait une description générale des tissus de l'anthere, CHATIN, en 1870, confirme la présence de cette nouvelle assise dont l'origine est précisée par le grand savant danois WAR-MING qui, en 1873, fait une description si exacte des premiers cloisonnements staminaux que ses figures sont encore reproduites dans des traités modernes (Cours de Botanique de BONNIER et LECLERC DU SABLON, 1923).

A partir de cette époque, on la voit souvent mentionnée, mais toujours incidemment, surtout par les auteurs étudiant l'assise pollinique.

Parmi ceux qui s'occupèrent principalement de l'anatomie de cette assise, on peut citer : ENGLER (1876), GUIGNARD et STRASBURGER (1882), WILLE, qui, en 1886, réfute l'opinion de STRASBURGER attribuant les ornements de la membrane des grains de pollen à des microsomes détachés de l'assise nourricière, VAN TIEGHEM en 1891, CHAUEAUD qui, en 1892, fait une étude assez

détaillée de l'assise nourricière d'une Asclépiadacée, enfin GOLINSKI (1893).

CAMPBELL en 1897 et 1898 attribue le périplasmodium à la dégénérescence des spores, Mlle CALDWELL, en 1899, constate une évolution analogue chez une Lemnacée.

WIEGAND, DUGGAR, en 1900, ROSENBERG, STRASBURGER en 1901, étudiant aussi différentes assises nourricières, GÆBEL, la même année, divise les tapis en tapis plasmodiaux et secréteurs; dans le premier type qui, d'après lui, est fréquent chez les Angiospermes, les cellules nourricières perdent leurs membranes, se répandent dans la cavité pollinique où elles forment un « plasmode » englobant les spores, dans le deuxième type, elles gardent leur individualité et leur localisation à la périphérie de la loge pollinique, et « sécrètent » des produits servant à nourrir les grains de pollen.

On peut encore citer, MÜRBECK en 1902, DOP en 1903 qui fait une étude intéressante du tapis chez *Asclepias*, COULTER et CHAMBERLAIN, WYLIE en 1904. Enfin Mlle ANNA STARR, en 1910, étudie les Gymnospermes et HANNING, en 1911, les Cryptogames vasculaires.

C'est à BONNET que l'on doit le premier travail d'ensemble, paru en 1912, sur cette intéressante assise; ses recherches portent principalement sur les noyaux qui présentent, comme on le sait, des phénomènes curieux de divisions et de fusions nucléaires, mais il signale en plus, comme ses prédécesseurs, les nombreuses vacuoles se formant à un certain stade de la vie de ces cellules (qu'il interprète du reste comme un signe de dégénérescence de celles-ci), et des formations chondriosomiques.

ERNST en 1913 décrit le tapis plasmodial et lui attribue un rôle nutritif et édificateur, TISCHLER, en 1915, étudie le périplasmodium des Commelinacées, Mme JACOBSON PALEY en 1920 celui de l'*Arum maculatum*.

On sait que c'est dans l'assise nourricière du *Nymphaea alba* que MEVES mit pour la première fois en évidence, chez les Végétaux, en 1904, des chondriomites et des grains qu'il assimila à ceux déjà bien étudiés des tissus animaux. NICOLosi-RONCATI en 1910, signalait aussi des filaments flexueux « dont on ne peut que très difficilement distinguer la structure granulaire et dont la plupart

sont homogènes » dans le tapis de l'*Helleborus fœtidus*; LEWITSKY en 1910 les retrouvait dans celui de l'*Asparagus officinalis*, GUILLIERMOND en 1912 chez *Erythrina*, etc...

Pendant cette période, d'autres auteurs avaient décrit, dans les cellules du tapis appartenant à des genres les plus divers, des formations chromidiales. Citons entre autres : BEER 1905, TISCHLER en 1906 dans *Ribes intermedium* et *Gordonianum*, en 1908 chez *Syringa chinensis*, GATES, GEERTS, etc. D'après les figures que donnent ces auteurs, on peut penser que ce sont probablement des chondriosomes qu'ils ont mis en évidence (telles sont, par exemple, les figures de TISCHLER dans son mémoire de 1906).

MASCRÉ observe le chondriome dans les Solanacées en 1919. GUILLIERMOND dans la Tulipe et l'Iris en 1920. Chez cette dernière plante, ce savant voit même d'une façon particulièrement nette l'élaboration des graisses aux dépens des chondriocontes. La même année, EMBERGER observe l'évolution du chondriome dans l'assise nourricière des spores de *Scolopendrium* et d'*Asplenium*.

En 1921, EMBERGER, dans une étude de l'évolution des plastes chez les Pteridophytes étudie le chondriome dans les spores de différentes Equisétinées et Filicinées et MASCRÉ fait des recherches très complètes sur les cellules de l'assise nourricière des Solanacées. Il confirme la majeure partie des observations de BONNET quant aux noyaux et observe l'évolution de chondriome.

En 1923, SCHNARF propose de tenir compte de la forme du tapis dans une classification systématique et Mme ANNA LUXEMBURG décrit l'évolution de l'assise nourricière des Conifères.

GUÉRIN, en 1924, étudie le développement de l'anthère des Gentianes et complète ses recherches en 1925. A la même époque KRJATCHENKO-DOUZE croit voir l'assise nourricière jouer un rôle actif dans la formation des ornements de la membrane des grains de pollen. MASCRÉ constate une dégénérescence mucilagineuse de la membrane dans les Commelinacées.

Deux ans plus tard, en 1927, Mlle UBISCH décrit les ornements de l'assise nourricière chez certaines espèces; Mlle KOSMATH, en 1928, étend les recherches de son prédécesseur, tandis que MASCRÉ émet une hypothèse sur la dégénérescence mucilagineuse des membranes du tapis chez l'*Arum maculatum*, dégénérescence qu'on

retrouverait dans tous les tapis soi-disant plasmodiaux. La discussion de cette hypothèse trouvera sa place plus loin.

La même année, TIPPMAN fait une étude approfondie de l'assise nourricière dans le sporange des Ptéridophytes et constate la formation d'un periplasmodium dans diverses familles de Cryptogames vasculaires. Enfin, HOMEDES donne une interprétation spéciale de la cellule du tapis du sac pollinique : il remarque que, chez *Diplotaxis erucoides*, la formation de grandes vacuoles et la division des noyaux des cellules du tapis, est toujours un peu antérieure aux divisions réductrices ; il en conclut que, outre le rôle nutritif qui leur a toujours été attribué, on pourrait admettre qu'elles auraient un rôle *endocrine* de régulation de la division réductrice ; il suppose que la division donnant deux noyaux dans les cellules du tapis aurait pour but de répartir l'influence nucléaire dans toute la cellule, cette influence jouant un rôle important sur la sécrétion endocrine.

Viennent de paraître, enfin, des recherches sur les assises sous épidermiques du sporange de l'*Equisetum* par LENOIR et une étude de l'assise nourricière par ROBERT THOMAS dans laquelle l'auteur étend les résultats de MASCRÉ à d'autres familles d'Angiospermes et où il confirme des résultats signalés par moi en 1929 et 1930.

On peut voir, d'après cet historique que, pendant la période moderne, c'est-à-dire depuis 1910, où les techniques mitochondriales ont commencé à être employées, un très petit nombre de plantes ont été étudiées et, parmi celles-ci, beaucoup à l'aide de fixateurs reconnus maintenant nocifs ou peu pénétrants et donnant donc des résultats pour la plupart sujets à caution. De documents aussi fragmentaires et contradictoires, il est difficile de dégager des conclusions générales. C'est pourquoi j'ai entrepris mes recherches sur des types très divers appartenant aux différents groupes de plantes vasculaires : Ptéridophytes, Gymnospermes, Angiospermes et avec des techniques reconnues par les récents travaux comme étant les meilleures et qui ont du reste donné des résultats se vérifiant l'un par l'autre. De plus, le problème des tapis plasmodiaux a pris, à mon avis, un intérêt particulier depuis les recherches de MASCRÉ en 1925 et 1928. C'est pourquoi, il m'a semblé intéressant de vérifier si ses résultats pouvaient être étendus à tous les tapis prétendus tels par différents autres auteurs.

CHAPITRE II

RECHERCHES PERSONNELLES

Les observations qui vont être consignées dans ce chapitre, ont été uniquement faites sur du matériel fixé ou conservé dans de l'eau légèrement additionnée de formol. La méthode vitale n'est pas, en effet, applicable ici. On sait, depuis longtemps, les grandes précautions qui doivent être prises pour réaliser des observations *in vivo* exactes. GUILLIERMOND, dans un récent travail vient encore d'insister sur ce sujet.

Or, il semble matériellement impossible d'extraire, sans traumatisme, les cellules du tapis. Elles forment, en effet, une couche généralement unicellulaire en contact intime, tout au moins pendant la plus grande période de leur vie, avec les tissus sous-jacents. Si l'on obtient une cellule séparée, elle est forcément lésée. Si on l'observe sur place, l'épaisseur des tissus de l'anthere gêne cette observation qui est nécessairement faite à un puissant grossissement.

EQUISETUM ARVENSE LINN

HOFMEISTER en 1851 décrit une sécrétion emplissant la cavité sporangique et formée par les cellules du tapis.

SANIO (1856) attribue au periplasmodium un rôle nutritif.

HANNING, en 1911, signale des grains d'amidon dans le periplasmodium et attribue à celui-ci un rôle dans la formation de la membrane de la spore.

EMBERGER, en 1921, parle incidemment de l'assise nourricière chez *Equisetum limosum*, dans le chapitre qu'il consacre aux Equisétinées, et remarque que le chondriome de celle-ci est identique à celui des cellules primordiales des spores du même âge.

TIPPMAN décrit, en 1928, dans une étude très complète sur

les cellules du tapis chez les Ptéridophytes la présence d'un periplasmodium vrai chez *Equisetum* en ces termes :

« Ein echtes Periplasmodium wird gebildet bei *Equisetum* und *Ophioglossum*. Die Tapetenzellen geben ihre Selbständigkeit auf. Ihr Inhalt fließt in den Sporangienraum und bettet die Sporenmutterzellen b. z. w die jungen Sporen ein ».

Enfin LENOIR, en 1931, étudie la constitution « d'un liquide nourricier aux dépens des couches de cellules sous épidermiques du sporange chez *Equisetum palustre* ». Il signale une crise mitotique, dans ces couches, pendant la division réductrice, puis la formation d'une « sorte de liquide cytoplasmique renfermant une grande quantité de noyaux normalement constitués ». Il rapproche ce syncytium de l'assise nourricière des grains de pollen mais dit qu'il n'a, avec cette dernière, qu'une « identité de fonction physiologique ». Il conclut en ces termes : « On peut voir, dans le syncytium de l'*Equisetum* la forme primitive d'où dérive l'assise nourricière et le liquide nourricier du sac pollinique ».

Il n'est pas douteux que LENOIR a vu le periplasmodium décrit par les auteurs depuis longtemps, mais sa conclusion paraît très discutable : il semble qu'il y ait, entre les couches sous épidermiques du sporange des Equisétinées et l'assise nourricière des grains de pollen, en plus d'une identité physiologique, comme le dit LENOIR, une véritable identité d'origine. En effet, les premiers cloisonnements indiqués par EMBERGER sont tout à fait comparables au schéma de WARMING ; enfin, on verra, dans la suite de cet exposé, qu'on retrouve la forme plasmodiale du tapis chez les Angiospermes et qu'il est donc plus naturel de se rallier à ce qui était admis jusqu'à présent, c'est-à-dire que l'enveloppe des tétraspores est une véritable assise nourricière, identique à celle qui entoure les grains de pollen, homologues des tétraspores.

A un stade très jeune, l'assise nourricière des spores de l'*Equisetum arvense* présente les caractères des tissus méristématiques. figure 1, pl. XVII. Le chondriome est formé de chondriocontes, de mitochondries et de bâtonnets ; les vacuoles sont petites et peu nombreuses. Le tapis est plus facilement identifiable par sa position que par l'aspect de ses cellules, qui est très peu différent de celui des cellules primordiales des spores.

Un peu plus tard, le nombre des vacuoles augmente; de nombreuses mitoses, non suivies de cloisonnements cytoplasmiques conduisent à des cellules plurinucléées; puis les membranes cellulaires perdent leur visibilité, tandis que le chondriome garde les



Fig. 1. — *Equisetum arvense*.

1. Schéma montrant la grande quantité de noyaux massés devant une des protubérances émises par le tapis au début du périlasmodium. 2. Un fragment de périlasmodium avec ses détails cytotogiques.
c. m. cellules-mères. — n. noyaux. — C. chondriosomes; p, petits plastides (Fixation au liquide de Regaud).

mêmes caractères avec, peut-être, une tendance à un raccourcissement des chondriocotes.

On voit alors l'assise nourricière pénétrer entre les cellules-mères de très nombreux noyaux se tassant devant chaque émergence et émigrant avec celle-ci, au fur et à mesure de leur croissance (voir le schéma de la figure I qui me semble très démonstratif) si bien qu'au moment des mitoses réductrices, les cellules mères sont par îlots distincts, entourés étroitement d'un tissu dans lequel il n'est plus possible de distinguer de membranes, contenant de nombreuses petites vacuoles, de multiples noyaux, et un chondriome formé de grains, de chondriocotes trapus et de plastes, eux-mêmes sous la forme de chondriocotes, mais dont une extrémité commence à s'épaissir en forme de têtard, figure bien connue indiquant le début de l'élaboration d'amidon.

A la séparation des tétraspores, le chondriome actif a élaboré une grande quantité d'amidon, le periplasmodium est à ce moment littéralement bourré de mitochondries, de bâtonnets et surtout de très nombreux et très gros amyloplastés, tandis que les vacuoles sont en plus petit nombre (Planche XVII, fig. 2).

Plus tard, on verra ce periplasmodium se dissocier, les noyaux dégénérer, et quand les spores seront mûres, il aura complètement disparu, toute la cavité du sporange étant alors occupée par les spores et leurs élatères.

Les réactions des mucilages : rouge neutre, préparé suivant la méthode de Lutz, hématoxyline de Delafield, rouge de ruthénium (1), n'ont pas donné de réactions positives. Quelques très rares taches rouges ont été mises en évidence dans le periplasmodium, mais il est difficile d'apprécier si elles sont vraiment dues à des mucilages ; en tous cas leur petitesse et leur très petit nombre ne permet pas de conclure à une dégénérescence mucilagineuse.

TODEA BARBARA MOORE

En 1865, FISCHER VON WALDHEIM attribue au tapis des Filicinales un rôle nutritif, parce qu'il y voit des grains d'amidon qui disparaissent au cours de l'évolution des spores.

(1) Voir technique.

Dans ses recherches sur l'origine et l'évolution des plastes chez les Ptéridophytes (1921), EMBERGER donne des figures de sporange de Filicinées dans lesquelles l'assise nourricière semble avoir l'aspect d'un véritable plasmode (Voir par exemple, la planche VI de son mémoire). Dès 1920, cet auteur avait signalé, en plus, que le chondriome de cette assise est formé, pendant le stade cellules-mères, de grains mitochondriaux, de bâtonnets et de chondriocontes, ces derniers revenant à l'état de grains pendant les divisions réductrices.

TIPPMAN, qui a été cité précédemment, décrit des prolongements amiboïdes entre les cellules mères chez *Osmunda* : « Bei *Osmunda*, bilden die Tapetenzellen bei Auflösung ihrer Wände pseudopodienartige Auswüchse, die in das Innere des Sporangiums hineinragen. Auf dieser Stufe bleiben sie stehen. Sie fliessen also nicht zusammen ».

Le genre *Todea* qui appartient au groupe des Osmundées, parmi les Filicinées, sera étudié ici, mais les difficultés rencontrées pour la fixation et le collage des coupes sur les lames n'ont pas permis d'obtenir tous les stades de l'évolution de l'assise nourricière dans cette espèce.

Pendant le stade « cellules-mères », les cellules du tapis sont plurinucléées, avec de nombreuses vacuoles et un chondriome formé de chondriocontes, de bâtonnets et de mitochondries, exactement semblable à celui des cellules nourricières des tétraspores de l'*Equisetum arvense*. (Planche XII, fig. 5).

Pendant les mitoses réductrices, les vacuoles deviennent plus rares et plus petites ; les plastes sous forme de chondriocontes se raccourcissent et se renflent à une de leurs extrémités et élaborent de l'amidon. Ces amyloplastes, peu nombreux (3 ou 4 par cellules) à ce stade, le deviendront au moment où les quatre spores seront individualisées dans la cellule-mère ; mais les grains d'amidon n'atteindront jamais la taille de ceux rencontrés dans le tapis de l'*Equisetum arvense*.

Alors que les jeunes spores sont libres dans la cavité sporangique, les membranes sont encore bien visibles et chaque cellule est individualisée. Un peu plus tard, on voit se former, puis grossir, des protubérances ressemblant aux prolongements amiboïdes décrits

par TIPPMAN dans *Osmunda* et, comme lui, je n'ai jamais constaté un fusionnement de ces appendices en un vrai periplasmodium.

Lorsque les spores sont mûres, le tapis a complètement disparu.

GINKGO BILOBA LINN

Le microsporophylle du *Ginkgo biloba* a été étudié par Mlle ANNA STARR en 1910, qui a attribué à l'assise nourricière une origine entièrement sporogène et s'est surtout attachée à une étude anatomique de l'évolution des grains de pollen.

En 1922, DEVISÉ décrit une transformation de granules graisseux en chondriocontes chez le *Larix europea*. Il est évident que cette interprétation est inexacte et que c'est l'inverse qui se produit, c'est-à-dire que des chondriocontes élaborent des graisses.

Mme ANNA LUXEMBURG en 1923, a examiné l'assise nourricière de différents *Larix*. Elle a constaté la formation d'un periplasmodium provenant uniquement du tapis, contenant de nombreux noyaux. Elle n'a jamais constaté que ce periplasmodium fût formé de sporocytes dégénérés.

Dans un jeune bourgeon floral de *Ginkgo biloba* fixé au mois de décembre, on voit déjà très nettement, au milieu du tissu parenchymateux, un massif de cellules à protoplasme dense, contenant des chondriocontes, des bâtonnets, des mitochondries, de petites vacuoles peu nombreuses et un gros noyau. Ces cellules méristématiques ne sont autre chose que le tissu pollinique entouré de son assise nourricière, assise que seule distingue sa situation périphérique.

Un peu plus tard, pendant les très nombreuses mitoses qui s'opèrent dans les cellules primordiales, pour donner naissance aux cellules-mères, les éléments du tapis se différencient et deviennent nettement distincts des éléments polliniques par leurs chondriosomes un peu plus épais.

Au moment où les cellules-mères entrent en phase synaptique, les vacuoles se multiplient, grossissent et contiennent fréquemment des précipités colorés en jaune par le bichromate de potassium et qui doivent donc être à base de composés phéno-

liques (1). Le noyau est toujours volumineux, avec un nucléole, et possède souvent une grosse masse très sidérophile.

Cette masse, qui doit être très probablement de la chromatine, est représentée planche XVIII fig. 17 et fig. 2. N'ayant pas suivi son évolution, je ne peux donner à ce sujet aucun renseignement.



Fig. 2. — *Ginkgo biloba*. Deux cellules d'assise-nourricière.

1. Pendant le stade des cellules-mères ; 2. Pendant la maturation des grains de pollen ; n. noyaux ; v. vacuoles avec précipités ; p. amyloplastes ; m. membrane avec début d'ornementations. (Fixation au liquide de Regaud).

THOMAS a signalé des masses chromatiques analogues dans certaines des espèces étudiées par lui.

Le chondriome est toujours représenté par de beaux chondrio-

(1) Ces composés phénoliques représentent très probablement des tannoïdes, car il n'y a guère que les tannoïdes qui peuvent revêtir dans le suc vacuolaire cet état colloïdal. Toutefois, je crois devoir leur donner le nom plus général de composés phénoliques, parce qu'on peut admettre que, dans certains cas, d'autres composés phénoliques (flavonols ou anthocyanols) peuvent être adsorbés par des mucilages et se retrouvent sous forme de précipités jaunés par le bichromate après fixation par la méthode de Regaud.

contes, des bâtonnets et des mitochondries. Souvent, à ce stade, l'assise nourricière comprend deux couches de cellules.

Un peu plus tard, des mitoses se produisent dans les cellules du tapis qui deviennent bi- et même quadrimuclées. Ces mitoses paraissent normales. Les chondriocontes se raccourcissent, et on voit quelques petits plastes prendre une taille légèrement plus élevée, ce qui permet de les distinguer des autres éléments du chondriome. (Ce phénomène a lieu souvent beaucoup plus tôt, alors que les cellules-mères entrent en prophase réductrice.) Les plastes grossissent, élaborent de l'amidon, alors que les autres chondriosomes restent sous forme de mitochondries et de courts chondriocontes. Les vacuoles, à ce stade, sont demeurées très grosses. (fig. 2, n° 2).

Pendant la maturation des grains de pollen, les vacuoles reprendront une taille normale, alors que le chondriome subsistera à l'état d'amyloplast, de mitochondries et de rares chondriocontes.

Après la formation d'une membrane cutinisée autour de chaque tétraspore, on voit apparaître, sur la paroi des cellules du tapis tournée vers la cavité pollinique, de petites plaques, irrégulièrement polyédriques, présentant un point de réfringence différente en leur centre, ce qui leur donne l'aspect de petits alvéoles. Ces granulations sont tout à fait analogues à celles qui seront décrites dans la suite de ce travail, chez différentes Angiospermes et, en particulier, à celles de l'*Helleborus foetidus* pour lesquelles seront données leurs différentes propriétés. Ces ornements de la membrane du tapis, qui peuvent aussi exister sur toute sa surface, ont été signalées par Mlle STARR dans son travail de 1910 : « In the mature sporangium the hypodermal layer of cells and the layer below it have thickening bands in the walls and in the upper part of the sporangium near the mucilage duct the walls of deeper cells are also thickened » (p. 52).

Ces ornements seront étudiés très longuement plus loin, mes recherches ayant surtout porté sur celles de l'*Helleborus foetidus* et de différentes Euphorbes.

Lorsque les grains de pollen sont mûrs, les parois s'affaissent et il ne reste plus qu'un peu de cytoplasme dans lequel on voit des masses sidérophiles que l'on ne peut identifier.

ALLIUM NUTANS LINN.

A un stade très jeune, l'assise nourricière présente l'aspect d'une cellule de méristème avec des vacuoles, petites et peu nombreuses, un gros noyau, des chondriocontes, des bâtonnets, des mitochondries.

Très rapidement, alors que les jeunes cellules-mères ne sont pas encore libres dans la loge de l'anthere, les plastes grossissent



Fig. 3. — *Allium nutans*. Une cellule d'assise nourricière pendant la maturation des grains de pollen ; le produit de sécrétion S est coagulé sous forme de réseau dans les vacuoles V et dans la cavité pollinique cp. (Fixation au liquide de Helly).

et deviennent facilement reconnaissables, par leur taille légèrement plus élevée, des autres éléments du chondriome. Ces petits plastes subsistent un certain temps ; un grand nombre disparaît, et le chondriome va devenir uniquement granuleux ; d'autres grossissent et deviennent analogues à ceux décrits par GUILLIERMOND dans le sac embryonnaire du lis et auxquels on conservera le nom de protéoplastes, sans vouloir inférer qu'ils ont pour rôle l'élaboration de protéine mais simplement par ce qu'ils présentent une grande analogie avec ceux décrits dans les Liliacées et qu'on n'a jamais pu y déceler de produits d'élaboration. On peut trouver toutes les formes de passage entre ces volumineuses masses chondriosomiques et les

chondriocotes ordinaires, ce qui permet d'affirmer que ce sont de véritables plastes et de les distinguer des précipités sidérophiles qui existent à ce stade dans les vacuoles qui sont alors très nombreuses. Le chondriome inactif est représenté par des mitochondries et des chondriocotes.

Lorsque les jeunes grains de pollen sont devenus libres dans la cavité pollinique, l'assise nourricière, dont les vacuoles sont très grosses et très nombreuses, commence à sécréter un liquide abondant, très probablement nutritif. Ce liquide apparaît coagulé, sous forme d'un réseau granuleux, jaunâtre après l'action du fixateur de Helly, dans les vacuoles du tapis et dans la cavité pollinique, si bien qu'à un faible grossissement, grains de pollen et tapis apparaissent découpés sur un fond jaune d'aspect réticulé. Les protéoplastes ont, à ce moment, atteint leur plus grand volume ; les mitochondries sont nombreuses, les chondriocotes rares. Les noyaux ont des tailles volumineuses et laissent apercevoir de grosses masses chromatiques (Fig. 3).

A un stade ultérieur, lorsque la maturation des grains de pollen est achevée, la sécrétion cesse, et on ne voit plus qu'une traînée de grains sidérophiles non identifiables.

La sécrétion décrite plus haut ne se rencontre pas dans toutes les loges observées paraissant du même âge. Peut-être cette substance de sécrétion est-elle plus ou moins bien conservée par la fixation ? ou, ce qui paraît plus plausible, est-elle plus ou moins abondante et ainsi plus ou moins vite utilisée par les grains de pollen ? Toujours est-il que les protéoplastes sont aussi volumineux et aussi nombreux, quelle que soit l'intensité de la sécrétion vacuolaire.

HELLEBORUS FÆTIDUS LINN

L'assise nourricière de l'*Helleborus fætidus* a été étudiée par NICOLASI RONCATI en 1911. Cet auteur ne fait qu'y signaler la présence de bâtonnets flexueux (chondriocotes) et de mitochondries. Celle de l'*Helleborus viridis* a été étudiée par BONNET, en 1912, surtout au point de vue nucléaire. Il semblait intéressant de compléter son étude au point de vue du chondriome et des vacuoles et cela d'autant plus que la famille des Renonculacées peut être

considérée comme représentant un groupe primitif de Dicotylédones.

Dans une très jeune anthère d'*Helleborus foetidus*, l'assise nourricière est identique à l'assise pollinique. Toutes deux sont formées de cellules à cytoplasme dense, avec un noyau volumineux, de petites vacuoles, de nombreux chondriocontes, des mitochondries, des bâtonnets (Planche XVIII, fig. 22). Puis, le nombre des vacuoles augmente ; celles-ci grossissent, et, au début des mitoses réductrices, le tapis prend un aspect vacuolaire caractéristique ; cet aspect avait attiré l'attention des anciens auteurs et BONNET le considérait comme indiquant une dégénérescence des cellules du tapis. A ce moment, le chondriome n'a subi aucun changement. (Planche VXIII, fig. 24).

L'assise nourricière demeure à cet état pendant toute la durée de la transformation des cellules-mères en tétraspores. Peu à peu, certaines vacuoles disparaissent, les autres diminuent de taille, pendant que les chondriocontes redeviennent à l'état de mitochondries en passant par le stade chondriomites.

Lorsque le grain de pollen jeune, libre dans la cavité pollinique, commence à s'entourer d'une membrane cutinisée, la cellule du tapis possède alors beaucoup de mitochondries, quelques chondriocontes et bâtonnets et quelques vacuoles. Puis sa membrane devient granuleuse, les plastes grossissent, prennent des formes de virgule, d'haltères, et dans des cellules plus âgées, on reconnaît des protéoplastes tout à fait typiques. Certaines vacuoles possèdent un contenu sidérophile reconnaissable grâce à l'auréole incolore dont il est entouré, auréole due à sa rétraction dans la cavité vacuolaire sous l'influence des fixateurs (Figure 4, n° 3). Pendant toutes ces transformations, les cellules de l'assise nourricière ont paru demeurer uninucléées, ce qui correspond bien aux observations faites par BONNET dans *Helleborus viridis* et par THOMAS dans *Aquilegia vulgaris*.

Les noyaux sont volumineux et, pendant la maturation des grains de pollen, de grosses masses apparaissent dans leur intérieur, colorées intensément en noir par l'hématoxyline ferrique.

Lorsque le pollen est mûr dans les préparations fixées par les liquides mitochondriaux, les noyaux semblent entièrement chromophiles ; la membrane est affaissée ; le cytoplasme est parsemé de

masses colorées en noir par l'hématoxyline ferrique et qui semblent être les restes des noyaux et des protéoplastes ; mais, par endroits, on peut encore reconnaître des mitochondries très petites ou de minces chondriocontes qui subsistent jusqu'à un stade très avancé de la cytolyse.

Etude des ornements de la membrane des cellules du tapis.

J'ai signalé précédemment qu'au moment où le jeune grain de pollen, détaché de sa tétrade, s'entoure d'une membrane cutinisée, les parois des cellules de l'assise nourricière tournées vers la cavité pollinique se recouvrent de granulations reconnaissables à leur réfringence particulière.

Ces ornements ont déjà été signalées plus haut chez le *Ginkgo biloba*. Elles seront retrouvées dans d'autres espèces. L'étude qui va en être faite se rapporte particulièrement à celles de l'*Helleborus foetidus* et de différentes Euphorbes. Mais ces ornements paraissent bien avoir des caractères identiques dans toutes les plantes où elles ont été rencontrées.

Ces granulations furent trouvées, pour la première fois, par ROSANOFF (1865), qui indiqua même leur grande résistance à l'acide sulfurique, puis mentionnées par Mlle ANNA STARR, en 1910, dans le *Ginkgo biloba*. MASCRÉ les interprète comme une cutinisation de la membrane, chez diverses espèces de Solanacées (1921) et de Boraginacées (1922). SCHNARF les signale en 1923, et KRJATCHENKO-DOUZE, en 1925, suppose que ce sont des granulations graisseuses.

Enfin, en 1927, paraissent simultanément deux travaux, l'un de Mlle UBISCH, l'autre, de Mlle KOSMATH. La première donne une description détaillée de ces formations, ce qui n'avait pas encore été fait avant elle, et indique quelques réactions microchimiques. La deuxième donne aussi plusieurs propriétés chimiques de ces ornements, remarque que ce sont les mêmes que celles de la membrane pollinique, mais, surtout, les recherche dans un très grand nombre de familles d'Angiospermes (33) pour montrer leur caractère de généralité.

Il m'a semblé intéressant de reprendre toute la question en recherchant d'une façon précise la composition de ces ornements. Voici le détail des résultats obtenus :

Observées post vitalement, ces granulations apparaissent très rapprochées les unes des autres, incolores, sphériques ou irrégulièrement polyédriques avec un centre de réfringence différent (Fig. 4, nos 1 et 2).

Examinées directement, après fixation au REGAUD (ce qui permet de déceler les tanins colorés en jaune par le bichromate de potassium contenu dans le fixateur), ils apparaissent incolores.

Après coloration à l'hématoxyline ferrique ils deviennent noirs avec un centre jaunâtre, ou, si l'on fait varier la mise au point, gris avec un centre noir. Ils semblent doués d'une grande

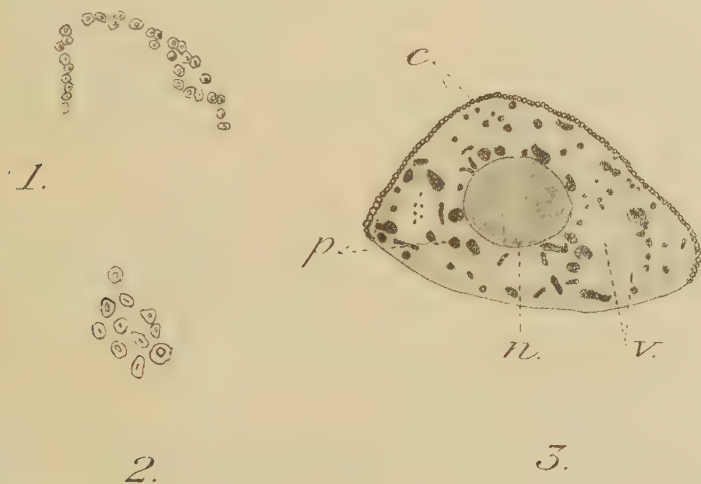


Fig. 4. — *Helleborus jætibus*.

1. Ornémentations de la membrane pollinique observées sur le vivant; 2. Ornémentations de la membrane pollinique observées après action de l'acide osmique. (Elles paraissent avoir légèrement gonflé); 3. Une cellule d'assise nourricière avec sa membrane ornementée; n. noyau; v. vacuoles; p. protéoplastes; c. chondriome inactif dans la photosynthèse. (Fixation : liquide de Regaud).

affinité pour ce colorant, car ils demeurent encore très fortement teints lorsque tous les autres composants cellulaires sont décolorés. Cette chromaticité va en s'affaiblissant pendant toute la maturation des grains de pollen et, lorsque les parois de l'assise nourricière s'affaissent, elle a complètement disparu. Les grains ne se reconnaissent plus alors que par leur réfringence.

Par les fixateurs de Lenoir (1) et de Meves, puis coloration à l'hématoxyline de Regaud, ils présentent les mêmes caractères.

Par l'iodo-iodure de potassium ils prennent une coloration jaunâtre (signalé par Mlle UBISCH).

Pour vérifier l'hypothèse de KRJATCHENKO il était indispensable de soumettre ces grains à une série de réactions caractéristiques des substances lipoïdiques. Voici un tableau résumant le résultat de ces essais

Réactions des lipoides

RÉACTIFS	RÉSULTATS	OBSERVATIONS
Acide osmique (en vapeurs ou en solution)	—	léger brunissement après un très long traitement
Chlohydrate de bleu de Nil	—	aucune coloration
Bleu d'indophénol naissant (Nadi)	—	les grains sont quelquefois légèrement bleutés
acide sulfurique + molybdate d'ammonium	—	
(Coloration post vitale des lipoides indiquée par Parat).		
Soudan III	—	

De l'examen de ce tableau, il ressort que ces punctuations ne sont pas d'origine grasseuse.

Diverses autres réactions m'ont fait rejeter l'hypothèse d'une sécrétion cytoplasmique.

Ces granulations ne peuvent, en effet, être :

a) *des cires*: car elles ne sont ni dissoutes, ni modifiées par l'alcool, le xylol, le chloroforme (Ces faits ont aussi été constatés par Mlle L. KOSMATH)

b) *des protéides*: la réaction de Millon ayant été négative (Mlle KOSMATH signale une coloration rouge brique mais conclut, malgré tout, au caractère non protéique de ce corps.)

(1) Le fixateur de Lenoir est à base d'acide picrique et d'alcool. Il est très souvent employé pour l'étude des noyaux. Voici sa formule :

Alcool à 95°	645 cm ³
Formol 40 %	330 —
Acide acétique cristallisable	25 gr.
Acide picrique	5 gr.

Durée de la fixation : 24 heures.

On chasse ensuite l'excès de fixateur par un bain renouvelé d'alcool à 95°, additionné de quelques gouttes d'une solution de carbonate de lithine, jusqu'à ce que le liquide de lavage demeure incolore. On déshydrate ensuite directement en passant dans les alcools, etc...

c) *des tanins* : la réaction aux sels de fer, l'examen direct après fixation par le liquide de Regaud ayant été négatifs.

Par l'acide sulfurique elles ne sont pas modifiées, même après un long traitement, ce qui m'amena naturellement à faire les réactions des substances imprégnant les parois.

J'ai repris alors les colorations indiquées par MASCRÉ et d'après lesquelles cet auteur conclut au caractère ligneux ou cutinisé de ces ornements.

J'ai constaté, en effet, qu'après fixation au Meves et coloration de Benda, ces corps apparaissent violets avec un centre rose (chez *Helleborus foetidus*) ainsi que les vaisseaux ligneux. Les membranes des grains de pollen sont uniformément violettes.

J'ai constaté, en outre, que, par la coloration de Küll ils apparaissent roses avec un centre jaune, après fixation au Regaud et d'un rouge très foncé avec une auréole bleuâtre, après fixation au Meves.

Les membranes des grains de pollen présentent exactement les mêmes colorations.

Par contre, les réactions des membranes lignifiées, cutinisées ou subérifiées, ont été négatives. En voici le détail :

— Réactions des membranes lignifiées

RÉACTIFS	RÉSULTATS	OBSERVATIONS
Vert d'iode en solution acétique	—	Coloration très légèrement vert pâle.
Phloroglucine chlorhydrique	—	
Chlorhydrate de benzidine	—	

Réactions des membranes cutinisées et subérifiées

RÉACTIFS	RÉSULTATS	OBSERVATIONS
Observation au microscope polarisant.	—	alors que la membrane de l'épiderme rétablit la lumière.
Soudan III	—	Mlle Kosmath signale faiblement rosé.
Teinture d'orcanette.	—	—
Traitement par KOH en lessive conc. à chaud puis réaction de Gilson.	—	Les grains semblent demeurer intacts.

J'ai alors complété par les réactions des composés pectiques de la callose, des substances aldéhydiques, de la cellulose.

RÉACTIFS	RÉSULTATS	OBSERVATIONS
Rouge de ruthenium	—	se rapporte aux comp. pectiques
Liquueur de Schiff	—	— aux subst. aldéhydiques.
Bleu coton C 4 B	—	— à la callose
Acide iodhydrique fumant puis lavage au chloral concentré.	—	— à la cellulose.

De ces réactions et de cette grande résistance aux acides et à la potasse, communes aux ornementsations des cellules du tapis et à la membrane des grains de pollen, il semble possible d'inférer que les premières sont constituées par une substance qui n'est ni de la cutine, ni de la lignine, mais en est très voisine et se comporte vis-à-vis des réactifs, comme l'enveloppe des grains de pollen.

J'ajouterai, de plus, qu'il n'est pas rare de voir des cellules d'assise nourricière, libres dans la cavité pollinique, entourées de toute part par une membrane ornementée. Du reste, Mlle UBISCH précise que ces ornementsations existent sur toutes les faces de la cellule.

EUPHORBIA SAULIANA BOR. ET *E. PEPLUS* LINN.

Je décrirai, en même temps, l'évolution des constituants cytoplasmiques chez *Euphorbia Sauliana* et *E. peplus* et j'indiquerai, lorsqu'il sera nécessaire, les quelques différences toujours peu importantes, qui existent entre ces deux espèces d'un même genre.

Contrairement à ce que nous avons décrit jusqu'à présent, l'assise nourricière est déjà très reconnaissable au stade des cellules primordiales. Elle est formée d'éléments très petits à noyau volumineux, à chondriosomes assez épais (beaucoup plus que ceux du tissu pollinique), affectant des formes de mitochondries, de chondriocentes et de bâtonnets, à vacuoles rares et petites. (Cette description se rapporte à *Euphorbia peplus*, les stades jeunes d'*E. Sauliana* m'ayant fait défaut).

L'assise nourricière conserve à peu près le même aspect, avec un chondriome dont les éléments tendent à devenir moins épais et

plus nombreux, jusqu'au moment où les cellules-mères entrent en synapsis. Chez *Euphorbia Sauliana*, à ce stade, les chondriosomes ont tendance à se vésiculiser et à s'agglomérer.

Puis, simultanément, on assiste à des divisions nucléaires dans le tapis et dans les cellules-mères, tandis que le chondriome continue à devenir plus fin, en restant sous la forme de mitochondries, bâtonnets et chondriocontes.

Lorsque les cellules-mères sont transformées en tétrade, les chondriome, alors presque uniquement composé de mitochondries, laisse apercevoir, parmi celles-ci, quelques éléments légèrement plus gros, qui sont de petits plastes.

C'est plus tardivement, quand les grains de pollen élaborent leur membrane cutinisée, que les vacuoles qui, jusqu'à ce stade étaient demeurées normales, deviennent très grosses et très nombreuses. Les cellules sont encore polynucléées, ce qui est plus visible chez *Euphorbia peplus* que chez *E. Sauliana* où on ne distingue plus les parois séparant chaque élément du tapis.

Puis les plastes grossissent ; les membranes s'épaississent surtout sur la face tournée vers la cavité pollinique (Planche XVIII, fig. 26) et, lorsque le grain de pollen est presque mûr, la cellule est occupée par un gros noyau, des vacuoles dont certaines renferment des précipités sidérophiles granuleux, des protéoplastes énormes chez *Euphorbia Sauliana* (voir planche XIX, nos 27 et 28), beaucoup moins gros chez *E. peplus* et, autour desquels on voit souvent une auréole moins colorée indiquant, d'après GUILLIERMOND, une zone de digestion, des mitochondries et, enfin, quelques chondriocontes.

Au moment de la déhiscence, il ne reste plus, dans le cytoplasme condensé de l'assise nourricière, que des masses noires non identifiables et, entre elles, des mitochondries et des chondriocontes encore bien reconnaissables chez *Euphorbia Sauliana* (Pl. XIX, fig. 29), tandis que, chez *E. peplus*, on ne voit plus qu'un réseau chromophile.

Les membranes de l'assise nourricière s'ornementent, chez ces plantes, peu après la différenciation de la membrane pollinique, sous forme de petites plaques très sidérophiles. Plus tard, ces petites

masses grossissent, s'épaississent pour donner des écailles légèrement incurvées qui apparaissent, en coupe, comme des festons dont le centre est jaune et les bords très noirs. Ces festons perdent plus tard leur chromaticité et, dans les anthères âgées, ils sont jaunâtres et surtout visibles à cause de leur réfringence (Pl. XIX, fig. 29.)

Toutes les réactions citées au sujet des ornementsations des parois du tapis d'*Helleborus foetidus* ont été appliquées aux Euphorbes et ont donné les mêmes résultats. Parmi celles-ci, celles qui n'étaient pas réalisables sur du matériel fixé ont été essayées sur *Euphorbia lophogona* Lam. frais ou conservé dans une eau légèrement formolée, *E. Sauliana* faisant défaut, à ce moment, dans les serres du Museum.

GENTIANA CRUCIATA LINN

Depuis les recherches de GUÉRIN, parues en 1925, on sait que la famille des Gentianacées comprend des genres à tapis plasmodiaux et d'autres à tapis sécréteurs. GUÉRIN range toutes les Gentianes dans le premier cas, bien que SCHNARF ait signalé une exception pour *Gentiana carpathica*. L'étude cytologique du periplasmodium des Gentianes me paraissait intéressante à entreprendre depuis que MASCRÉ, en 1928, émit des doutes sur l'existence de ce type d'assise nourricière.

Dans une anthère très jeune de *Gentiana cruciata* fixée au liquide de Regaud, les cellules nourricières et polliniques présentent, les unes et les autres, l'apparence de cellules méristématiques. La figure 10 me paraît des plus démonstratives à ce sujet.

Les vacuoles grossissent, pendant que s'achève la différenciation des cellules-mères ; puis le chondriome manifeste une tendance à prendre la forme exclusivement granuleuse et, lorsque les grains de pollen sont individualisés, on voit de jeunes plastes, primitivement sous forme de chondriocentes et de mitochondries, grossir et se différencier ainsi des autres éléments du chondriome. A ce moment, les vacuoles sont assez nombreuses et il n'est pas rare d'apercevoir, dans leur cavité, une substance légèrement jaunâtre coagulée en réseau par le fixateur.

Pendant la maturation des grains de pollen, les parois des cellules du tapis disparaissent et un periplasmodium emplit la cavité pollinique, periplasmodium dans lequel on observe l'évolution des plastes qui prennent la forme typique de protéoplastes (Planche XIX, fig. 31 et 32). Les vacuoles ne présentent plus de figures de coagulation. A ce même stade, les grains de pollen émettent des boules mucilagineuses qui se détachent et tombent dans la cavité pollinique. Cette émission sera étudiée en détail dans la deuxième partie de ce travail. Ces boules se déforment, s'unissent, et donnent bientôt une masse qui englobe le periplasmodium et le détruit.

Signalons que les mêmes particularités se retrouvent dans le *Gentiana procumbens*.

Les colorations au rouge neutre de Lutz, à l'hématoxyline de Delafield, au rouge de ruthenium en solution aqueuse ne m'ont pas permis de mettre en évidence des mucilages dans l'assise nourricière au début de la sécrétion des grains de pollen. Lorsque cette sécrétion a envahi la cavité pollinique, il devient alors difficile d'apprécier quelle est la part du tapis dans la production de cette masse mucilagineuse ; mais il me paraît plus naturel d'attribuer aux émissions des tétraspores l'envahissement mucilagineux de la cavité pollinique.

VINCETOXICUM OFFICINALE MÆNCH.

Si l'assise nourricière des Asclépiadacées n'a pas encore fait l'objet d'une étude spéciale, CHAUVEAUD, en 1892, STRASBURGER en 1901 et DOP en 1903 mentionnèrent certaines de ses particularités au cours de leurs recherches sur l'assise pollinique du Dompivenin et de l'*Asclepias*.

Au stade des jeunes cellules-mères, le tapis est formé de petites cellules polyédriques à gros noyau, contenant de très petites vacuoles, des mitochondries et des chondriocontes. Puis leurs dimensions augmentent, sans prendre jamais, toutefois, les proportions qu'elles atteignent dans la plupart des autres espèces. En même temps les chondriocontes apparaissent en plus grande quantité, tandis que les vacuoles restent toujours dispersées, jusqu'au

moment où la pollinie s'entoure d'une membrane subérifiée (fig. 5.) A ce moment, dans le chondriome devenu presque entièrement granuleux, commencent à se distinguer, par leur taille et leur chromaticité, les petits plastes. Les vacuoles prennent une orientation particulière dans la cellule : dans la région voisine de la lumière de la cavité pollinique, elles sont très petites et groupées en grand nombre, tandis qu'au pôle opposé, elles sont uniques et de grande taille. Dans toutes, des composés phénoliques apparaissent, colorés par le bichromate de potassium, en jaune d'or dans les premières, en jaune pâle dans les secondes. Simultanément, l'enveloppe de la pollinie qui avait, usqu'à ce moment, une teinte grisâtre due à l'hématoxyline ferrique, devient jaune d'or tout comme les précipités phénoliques des petites vacuoles (fig. 5, n° 2). De plus, les parois du tapis qui séparent ces deux éléments paraissent elles-mêmes imprégnées, par endroits, de composés phénoliques, comme si elles étaient traversées par ceux-ci. Des fixations par la méthode de Champy, suivies d'imprégnations par la technique de Kolacheff ont donné des images identiques à celles décrites ci-dessus ; mais la méthode de Cajal et celle de Da Fano n'ont jamais imprégné que les chondriosomes. On a vu, cependant, que ces méthodes permettent généralement de mettre en évidence l'appareil vacuolaire. Lorsque l'enveloppe pollinique est complètement différenciée et quand les grains de pollen ont achevé leur développement, l'assise nourricière dégénère, et ses membranes s'affaissent ; mais, dans le cytoplasme restant, on peut encore distinguer d'épais chondriocontes. Le contenu cellulaire a complètement disparu au moment où la pollinie se détache.

Les graisses apparaissent dans les cellules du tapis après les divisions réductrices ; elles ne sont jamais aussi nombreuses que dans le tissu pollinique.

L'analogie entre les cellules nourricières au moment de la subérification de l'enveloppe de la pollinie et les cellules sécrétrices exocrines animales est frappante. Celles-ci présentent, en effet, très nettement, une disposition polarisée de l'appareil vacuolaire avec de petites vacuoles groupées au voisinage du canal glandulaire (PARAT et tous les auteurs ayant étudié l'appareil de Golgi des cellules glandulaires).

Des observations analogues aux nôtres ont été faites par

DUFRENOY et HOMES sur les cellules glandulaires des tentacules de *Drosophyllum* et de *Drosera*. Ces auteurs ont montré que le phénomène d'agrégation décrit par DARWIN et HUGO DE VRIES n'est pas en relation avec l'excitation, comme le pensaient ces auteurs, mais est en relation directe avec la sécrétion de ces cellules. Il semble donc, sans qu'on puisse actuellement en préciser les raisons, que les phénomènes sécrétoires soient toujours accompagnés d'une fragmentation des vacuoles. QUINTANILHA a également observé une pulvérisation des vacuoles dans *Drosophyllum* pendant les périodes de digestion des cellules.

On peut aussi rapprocher ces figures de celles signalées par MANGENOT dans les phénomènes d'agrégation qui se produisent dans

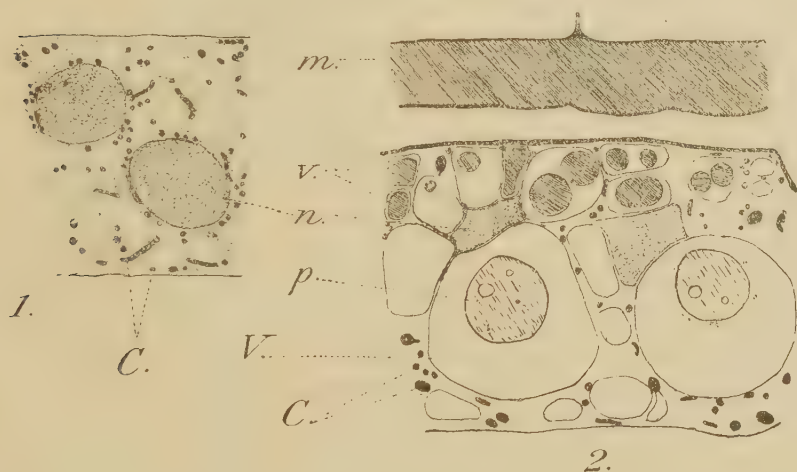


Fig. 5. — *Vincetoxicum officinale*.

1. Cellule de l'assise nourricière à un stade jeune. ; 2. Cellule de l'assise nourricière pendant la subérification de la membrane. C, chondriome ; V, grandes vacuoles à précipités vacuolaires jaune pâle (p) ; v, petites vacuoles à précipités vacuolaires jaune d'or ; n, noyau ; m, membrane subérifiée de la pollinie. (Fixation par le bichromate-formol de Regaud. Coloration à l'hématoxyline ferrique.)

les cellules épidermiques des pédicelles tentaculaires de *Drosophyllum* et de *Drosera*, pendant la digestion : pulvérisation de la grande vacuole en petites vacuoles sphériques ou filamenteuses nettement polarisées ; le même dispositif existe dans d'autres cellules végétales accomplissant des fonctions particulières (cellules conduc-

trices, (cellules bordant des plages nécrosées), dans ces cas, cependant si divers, la disposition des vacuoles manifeste, comme l'a fait remarquer MANGENOT, la présence d'un courant liquide.

Il semble donc bien que ces dispositions cytologiques reconnaissent des causes physiologiques de même ordre, idée d'ailleurs en germe dans certains rapprochements établis par THOMAS.

Le caractère sécréteur particulièrement accusé de l'assise nourricière des *Vincetoxicum* avait déjà été remarqué par CHAUVÉAUD en 1892. Ce savant compare, dans son travail, les cellules du tapis aux cellules glandulaires du calice. DOR, en 1903, pousse plus loin ses investigations et conclut : « Si, en effet, on traite par une dissolution alcoolique de Soudan III des coupes faites dans des anthères qui ne sont pas encore arrivées à l'état adulte et dans lesquelles l'enveloppe cireuse des pollinies n'est pas encore formée, on voit une coloration rose apparaître dans le protoplasme des cellules de l'assise nourricière. Cette réaction ne se produisant jamais dans le protoplasme des grains de pollen, on est amené à conclure que la couche cireuse est sécrétée par le protoplasme des cellules nourricières. Cette substance s'y rassemble sous forme de gouttelettes, elle traverse la membrane de ces cellules, vient s'accoler en durcissant, à la paroi externe de la pollinie et lui donne un revêtement continu ». Il semble logique de supposer que ce sont les précipités vacuolaires de nature phénolique décrits ci-dessus que DOR a mis en évidence bien que ceux-ci ne se colorent pas par le Soudan III.

Sans conclure, encore formellement, que les modifications de la membrane de la pollinie sont dues à la sécrétion des cellules nourricières, je me réserve d'étudier plus tard les rapports pouvant exister entre les composés phénoliques et la subérification, étant disposée à croire qu'ils doivent être assez intimes. Cette opinion est du reste partagée par DRABBE, NEREISTEN, MOORE et VAN WISSELENGH.

L'étude de l'*Apocynum androceanum* appartenant à une famille très voisine (les Apocynées) n'a mis en évidence aucune des particularités rencontrées dans l'assise des *Vincetoxicum*. L'évolution paraît se rapporter au type général décrit jusqu'à maintenant.

DIGITALIS PURPUREA LINN ET *D. LUTEA* LINN

L'évolution du tapis chez *Digitalis purpurea* a déjà été étudiée par ROBERT THOMAS (1931). Je n'ai repris cette étude que pour pouvoir comparer *D. purpurea* et *D. lutea* à *D. luteo-purpurea*, leur hybride stérile, comparaison qui trouvera sa place dans la troisième partie de ce travail.

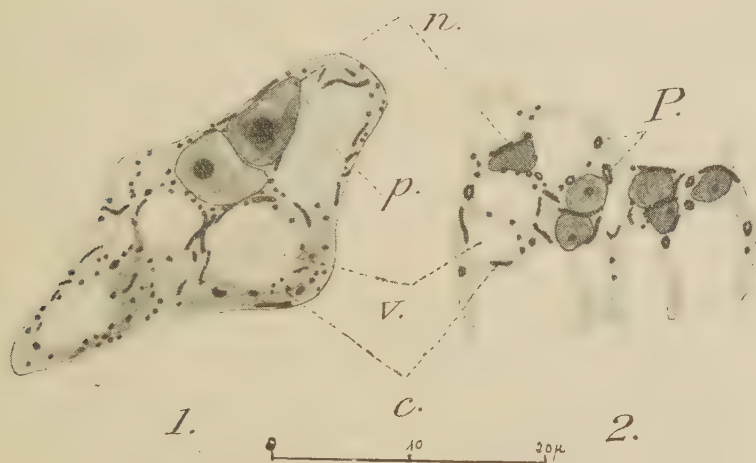


Fig. 6. — *Digitalis purpurea*.

1. Cellule d'assise nourricière pendant le stade des cellules mères ; 2. Fragment du tapis pendant la maturation des grains de pollen ; n. noyaux ; v. vacuoles avec précipités p ; c. chondriome ; p, amyloplastes.

Pendant le stade cellule-mère, le chondriome est constitué par des chondriocotes, des bâtonnets, des mitochondries ; les vacuoles éparses dans le cytoplasme sont déjà nombreuses ; toutes les cellules sont polynuclées. Après avoir présenté une phase à tendance nettement granuleuse, les plastes, sous forme de chondriocotes et mitochondries, commencent à élaborer de l'amidon pendant la maturation des grains de pollen. (Fig. 6).

L'amidon est toujours en petits grains dans le tapis du *Digitalis purpurea*. Il est en grains plus gros dans celui du *D. lutea*.

J'ai remarqué, comme THOMAS, le grand développement des cellules coiffant le placentôide.

SENECIO VULGARIS LINN

Pour terminer mes recherches, j'ai entrepris l'étude de l'assise nourricière dans la famille des Composés, famille la plus évoluée parmi les plantes vasculaires. L'exemple principal est le *Senecio vulgaris*, l'*Erigeron canadensis* Linn n'ayant servi que de matériel de contrôle.

Dans une très jeune anthère de *Senecio vulgaris*, l'assise nourricière est déjà différenciée. Alors que les derniers cloisonnements n'ont pas encore eu lieu, elle entoure complètement l'initiale des cellules-mères. L'ordre des différentes assises paraît avoir lieu dans le sens indiqué par WARMING : la cellule initiale se cloisonne pour donner l'assise pollinique primordiale et l'assise pariétale primordiale, celle-ci se divisant à son tour et donnant, du côté interne, l'assise nourricière.

A cet âge, les cellules du tapis sont très reconnaissables par leur aspect exigü et leur forme polyédrique ; elles contiennent de petites vacuoles rondes, un chondriome rare, composé de courts chondriocontes et de mitochondries granuleuses (Pl. XIX, fig. 38).

Lorsque les cellules-mères sont individualisées, les cellules de l'assise nourricière ont beaucoup grossi. Leurs noyaux sont volumineux, le chondriome est formé de longs chondriocontes et de mitochondries, les vacuoles sont toujours petites et peu nombreuses.

Pendant la prophase réductrice, on constate une fragmentation des chondriocontes en chondriomites, aboutissant finalement à des mitochondries granuleuses (Planche XIV, fig. 39) ne subsistant à cet état que pendant une courte période, car, pendant les mitoses réductrices, les chondriocontes se sont déjà reformés. (Planche XIX, fig. 40).

Au stade tétrade, les cellules du tapis sont souvent binucléées, et les vacuoles, un peu plus nombreuses. Le chondriome comprend des chondriocontes et des grains, tous ces éléments étant relativement épais, si on les compare, à ceux finement granuleux, des cellules polliniques.

Lorsque les jeunes grains de pollen commencent à élaborer une membrane ornementée, de grandes vacuoles apparaissent

dans le cytoplasme des cellules nourricières et il n'est pas rare d'y rencontrer des précipités, qui sont sans doute de nature phénolique. Les cellules ont alors des formes irrégulières et semblent s'insinuer entre les grains de pollen. On voit bientôt certains de leurs éléments chondriosomiques se différencier des autres par leur grosseur et leur forme de virgule ou de têtard. Les vacuoles diminuent de volume et, lorsque la membrane des grains de pollen a achevé sa différenciation, de gros et nombreux protéoplastes apparaissent (Planche XIX, fig, 41 et 42). Le chondriome est analogue à celui des grains de pollen au même âge. L'amidon n'a été décelé à aucun stade chez cette plante.

Certaines anthères présentent une abondante sécrétion, analogue à celle déjà décrite chez *Allium nutans*, bien qu'ici, les vacuoles, soient peu nombreuses à ce moment. Les noyaux sont volumineux, souvent au nombre de deux par cellules et contiennent plusieurs nucléoles.

A aucun stade, la paroi de l'assise nourricière n'a paru ornementée. Au contraire, l'*Erigeron canadensis* présente des granulations analogues, à celles de l'*Helleborus foetidus*, mais plus petites.

CHAPITRE III

DISCUSSIONS ET CONCLUSIONS

Dans ce troisième chapitre, l'évolution et le rôle des constituants morphologiques du cytoplasme seront d'abord étudiés. Ensuite seront discutées les observations effectuées sur les membranes. Enfin, la question des tapis plasmodiaux et sécréteurs sera examinée pour terminer (1).

Evolution et rôle des éléments cytoplasmiques dans le tissu nourricier des tétraspores

On a vu, dans l'introduction de ce travail, que je me proposais d'étudier spécialement le chondriome et les vacuoles dans un tissu destiné à un rôle trophique. J'espérais trouver une forme d'évolution similaire pour les différentes plantes examinées, qui me prouverait que les vacuoles et le chondriome ont bien un rôle très important dans la métabolisme cellulaire.

Les faits observés semblent bien confirmer cette hypothèse. En effet, si on compare l'évolution de ces deux éléments dans toutes les plantes si diverses étudiées dans le chapitre précédent, on voit qu'elle peut se rapporter à un schéma général qui va être étudié maintenant.

1° Chondriome

Le chondriome, dans une très jeune assise nourricière, se présente sous forme de chondriocontes, de mitochondries, de bâtonnets, parmi lesquels il est impossible de distinguer les plastes des

(1) Le sporange des Filicinées sera homologué complètement à l'anthère des Phanérogames. Les grains de pollen seront appelés indistinctement spores ou plus exactement tétraspores et la cavité pollinique cavité sporangique.

autres chondriosomes. Il a donc l'aspect qu'il revêt dans la plupart des tissus méristématiques. Il garde cet aspect jusqu'au moment où les cellules-mères entrent en mitose réductrice. A ce stade, il a tendance à devenir uniquement granuleux, mais cet état subsiste peu. On verra dans la troisième partie de ce travail, que cette très courte phase granuleuse est une des nombreuses ressemblances existant entre l'évolution de l'assise nourricière et celle des tétraspores. Ces dernières, en effet, ont un chondriome qui, tout au moins chez les Ptéridophytes et les Dicotylédones, demeure granuleux pendant toutes les mitoses réductrices et même pendant les tétrades. Dans l'assise nourricière, je le répète, cette phase est extrêmement courte.

Le chondriome reprend très rapidement des formes de chondriocontes et de bâtonnets, jusqu'à la formation des tétraspores dans la cellule-mère. A ce moment, une partie des chondriosomes correspondant aux plastes élaborent et ceux-ci prennent, de ce fait, les caractères particuliers qui permettent de les distinguer. Ils peuvent évoluer de deux manières :

1° Soit en amyloplastés : c'est le cas chez *Equisetum arvense*, *Todea barbara*, *Ginkgo biloba*, *Digitalis purpurea* et *D. lutea* dans les espèces étudiées ici, et, d'après les auteurs chez les Solanacées et les Borraginacées (MASCÉ). THOMAS signale ces plastés, malheureusement sans préciser chez quelles espèces, sous une forme extrêmement petite et transitoire.

2° Soit, et c'est le cas le plus général, en protéoplastes analogues à ceux décrits par GUILLIERMOND dans le sac embryonnaire des Liliacées.

On les a rencontrés, dans ce travail, chez *Allium nutans*, *Helleborus foetidus*, *Euphorbia Sauliana* et *E. peplus*, *Gentiana cruciata*, *Vincetoxicum officinale*, *Senecio vulgaris*.

Le chondriome subsiste à l'état d'un mélange de plastés, de chondriocontes et de mitochondries pendant toute la maturation des spores.

Lorsque celles-ci ont achevé leur développement, les parois des cellules nourricières s'affaissent, mais on peut encore voir, dans le cytoplasme en dégénérescence, des chondriocontes, des plastés et des mitochondries.

MASCÉ, dans son étude sur le tapis staminal des Solanacées,

caractérise l'état adulte de l'assise nourricière par l'apparition des chondriocontes; R. THOMAS, son élève, signale celle-ci au stade synapsis.

Ce caractère ne me paraît pas avoir l'importance que lui attribue MASCRÉ, car la présence de chondriocontes n'est nullement un caractère des cellules différenciées. D'ailleurs, il me semble absolument certain que les chondriocontes existent à un stade extrêmement jeune. Au début de son évolution, l'assise nourricière se différencie aux dépens d'un méristème dont le chondriome est formé de chondriocontes, de mitochondries et de bâtonnets, comme dans la majeure partie des tissus embryonnaires des Phanérogames.

En tout cas, il est hors de doute que, dans les Ptéridophytes, les cellules de l'assise nourricière dérivent, comme les cellules-mères des spores, d'un tissu méristématique. EMBERGER a démontré, en effet, que les cellules épidermiques dont dérivent l'assise nourricière et les cellules-mères des spores subissent une différenciation et reviennent à l'état embryonnaire. Au cours de ces phénomènes, on constate une régression des chloroplastes qui perdent leur chlorophylle et reviennent à l'état de petits chondriosomes impossibles à distinguer des autres chondriosomes qui coexistaient avec eux.

Je n'ai jamais signalé la formation de chondriocontes au cours de la période synaptique, contrairement à ce que m'attribue R. THOMAS dans sa thèse. Au contraire, à ce stade, j'ai signalé une tendance inverse, vers une phase granuleuse.

Cette courte période, pendant laquelle le chondriome devient uniquement granuleux, semble avoir passé inaperçue aux auteurs ayant étudié l'évolution de l'assise nourricière. Seul, EMBERGER l'a signalée dans l'évolution du tapis chez les Filicinées. Il est vrai que, chez certaines espèces, elle n'est pas très caractéristique.

Au contraire, les plastes ont été décrits par beaucoup d'auteurs. Cependant R. THOMAS ne les découvre pas dans le *Bryonia dioica* alors qu'il voit très nettement des chondriosomes inactifs. Cela tient peut-être à sa fixation et au temps de la postchromisation : on sait en effet, d'après PARAT, que chez les Animaux, des durées différentes de postchromisation permettent de déceler différentiellement certains groupes de chondriosomes.

Un fait analogue d'ailleurs, a déjà été signalé par REGAUD qui

a montré que, dans certaines cellules animales, il pouvait y avoir des variétés de chondriosomes se distinguant des autres par des particularités dans la manière dont ils se colorent après un temps plus ou moins long de postchromisation.

Il serait intéressant de voir si un phénomène du même genre ne se produirait pas chez la Bryone et si les plastes n'exigeraient pas, pour être mis en évidence, une postchromisation plus longue.

Les plastes subsistent, même pendant la dégénérescence du chondriome, et THOMAS se base sur ce fait pour nier leur importance en ces termes :

« Le chondriome se présente dans les cellules en cours de dégénérescence très sensiblement identique à ce qu'il était chez la cellule adulte. On retrouve les mitochondries, les petits plastes protéiques observés antérieurement et parfois quelques chondriomcontes qui n'ont pas subi la transformation en plastes. C'est en raison de cette persistance sans aucun changement des « protéoplastes » que nous avons considéré ceux-ci comme ne jouant aucun rôle important dans l'évolution de la cellule » (Thèse, page 78).

Il me semble que ces considérations sont discutables.

En effet, il est vraisemblable d'admettre que les produits de la dégénérescence des cellules de l'assise nourricière sont utilisés à la nutrition des spores et, si les protéoplastes subsistent au moment où cette dégénérescence se produit, rien ne prouve qu'ils ne serviront pas ultérieurement. Cette manière de voir est d'ailleurs confirmée par le fait que, lorsque le tapis renferme des amyloplastes, ceux-ci persistent jusqu'au début de la dégénérescence. Or, ici, le produit du métabolisme, l'amidon, peut être mis en évidence et, parfois, ce produit est en très grande quantité, comme dans l'*Equisetum arvense* et le *Ginkgo biloba*, par exemple. Il ne disparaîtra complètement que lorsque les cellules du tapis seront digérées.

Toutefois, je conviens que le rôle de ces protéoplastes est loin d'être élucidé et que les plastes que je désigne ainsi en raison de leur ressemblance avec ceux qui ont été décrits dans le sac embryonnaire du Lis ne sont peut-être que le résultat d'une hypertrophie des plastes ; mais encore faudrait-il expliquer cette hypertrophie.

Sans m'attacher spécialement à l'étude du noyau, j'ai essayé

d'observer des émissions nucléaires de chromatine, comme TISCHLER en signale chez *Ribes intermedia* et R. *Gordonianum*, MASCRÉ dans *Solanum tuberosum* et THOMAS dans *Bryonia dioica*. Je n'en ai jamais rencontré, mais, si l'on examine les figures 35 à 39 de TISCHLER, et compare les « émissions nucléaires » qui s'y trouvent représentées à certains protéoplastes de mes figures, on est frappé de la ressemblance entre les deux images; on ne doit pas oublier, d'ailleurs, que les protéoplastes ont tendance à se grouper en plus grand nombre autour du noyau.

Il y a donc tout lieu de supposer que ce sont des protéoplastes semblables à ceux que j'ai observés, que TISCHLER a interprétés comme des émissions nucléaires. La même remarque peut être faite au sujet de l'observation de THOMAS chez la Bryone, et cette conclusion est d'autant plus vraisemblable que cet auteur signale, justement, que cette plante est la seule parmi toutes celles qu'il a étudiées, où il n'a jamais vu de plastes.

On sait, d'ailleurs, combien il est facile d'interpréter, comme émissions nucléaires, des images provenant d'une section ou d'un écrasement du noyau, ou de plastes groupés autour du noyau. Les observations vitales réalisées dans ces dernières années n'ont jamais confirmé la possibilité de telles émissions nucléaires et il y a longtemps que la théorie chromidiale est périmée.

2° *Système vacuolaire.*

Si on examine, à présent, l'évolution générale du système vacuolaire, on y trouve aussi une remarquable concordance entre toutes les espèces.

Au début, comme dans toutes les cellules du méristème, les vacuoles sont petites et peu nombreuses. Elles augmentent de nombre et de volume jusqu'au moment où les cellules-mères sont en méiose. Elles sont alors généralement très grosses, très nombreuses et l'aspect du tapis est alors tellement particulier qu'il avait frappé tous les auteurs et qu'on le trouve partout représenté. Ces vacuoles ont, plus ou moins, tendance à prendre une position polarisée et secrètent, en grande abondance, un liquide épais considéré par les auteurs comme nutritif, qui est déversé dans la cavité pollinique. De plus, on peut presque toujours, au moment

de la libération des jeunes tétraspores, y mettre en évidence des composés à base de phénols.

Enfin, les vacuoles diminuent, et, dans le protoplasme en dégénérescence, on les retrouve petites et peu nombreuses.

Cette évolution est, certes, moins caractéristique chez *Equisetum arvense* et *Gentiana cruciata*. Or il est intéressant de remarquer que, seules, ces deux plantes ont un periplasmodium. Il semble donc qu'il y ait une relation entre cette particularité et le fait que les cellules ont perdu leur individualité, sans d'ailleurs que l'on puisse trouver une explication satisfaisante de cette coïncidence.

On peut évidemment me reprocher de tirer un schéma de l'évolution complète du système vacuolaire d'observations faites sur des coupes fixées au liquide de REGAUD. J'ai déjà expliqué les difficultés, qui me semblent insurmontables, que présenterait une étude vitale correcte. De plus, les imprégnations au Kolatcheff que j'ai faites dans le cas du *Vincetoxicum officinale* m'ont donné des images semblables à celles obtenues par la méthode de Regaud ; puis, comme cela sera décrit dans la deuxième partie de ce travail, des colorations vitales pratiquées aux différents stades de l'évolution des spores ont été en concordance complète avec les figures obtenues par les fixateurs mitochondriaux.

Jusqu'à ce jour, aucun auteur n'a étudié l'évolution complète du système vacuolaire dans les cellules du tapis. THOMAS, seul, a décrit quelques stades de ce système.

MASCRÉ et ce dernier auteur ont interprété la sécrétion de substances nutritives par les cellules du tapis comme il suit (d'après THOMAS) « Tout se passe comme si les cellules nourricières avaient accumulé dans leurs vacuoles une solution de principes divers qui, à ce moment, la pression exercée par le massif pollinique cessant, filtre à travers la paroi et remplit la cavité staminale » (Thèse page 75).

Cette interprétation me paraît discutable, même du point de vue uniquement physique.

En admettant qu'il y ait une diminution de pression, seule une partie du suc vacuolaire passera dans la cavité pollinique. Or il ne semble pas que même le volume total du suc vacuolaire des cellules nourricières soit suffisant pour remplir la cavité polli-

nique. Dès lors, on ne s'explique pas des figures telles que celles que j'ai décrites dans l'*Allium nutans* où cavité pollinique et vacuoles sont toutes deux entièrement occupées par le liquide nutritif. Il paraît vraisemblable d'admettre que du suc vacuolaire nouveau est continuellement élaboré pendant toute la période de grande activité sécrétoire des cellules nourricières.

Enfin, MASCRÉ signale, chez les Solanacées, une dégénérescence granulo-alvéolaire du cytoplasme. Je n'ai rien constaté de semblable dans les espèces que j'ai étudiées.

BONNET interprétait comme un signe de sénilité du tapis la formation de nombreuses vacuoles. MASCRÉ a démontré, le premier, que ces vacuoles témoignent, au contraire, d'une activité sécrétoire. THOMAS et moi-même sommes absolument de son avis.

Enfin, si plusieurs auteurs ont signalé la présence de composés phénoliques dans les vacuoles du tapis, tels GUIGNARD, MASCRÉ dans les Solanacées et R. THOMAS dans différentes Angiospermes, aucun n'a fait remarquer qu'ils apparaissent généralement peu de temps avant la formation de la membrane des grains de pollen (Voir le tableau). Cette curieuse coïncidence nous conduit à nous demander si l'assise nourricière ne jouerait pas un rôle extrêmement actif dans l'élaboration de la membrane, ce qui confirmerait les vues de VAN WISSELINGH, DRABBLE MOORE et NEREISTEN qui ont déjà apporté des faits en faveur de la participation des tanins à la formation des membranes et particulièrement dans la subérification.

Les dispositions particulières que présentaient les vacuoles du tapis du Domppe-venin ont été mises en évidence ainsi que les hypothèses que formulaient, au sujet des Asclépiadacées, CHAUVÉAUD et DOP. Peut-être le phénomène, en se présentant avec plus ou moins d'intensité, a-t-il un caractère de généralité.

3° Conclusions:

Nous pouvons, d'après les données précédentes, faire l'hypothèse suivante quant au comportement des éléments cytoplasmiques dans l'évolution de l'assise nourricière des tétraspores.

Pendant la plus grande partie de la vie de la cellule nourricière, les nombreux matériaux qui lui sont apportés par les assises sous-jacentes seraient transformés et engagés dans la synthèse de pro-

duits destinés à être utilisés, d'une part à l'édification de sa propre substance, d'autre part à la nourriture des cellules-mères des spores.

Des figures extrêmement curieuses, prouvent que la transformation des éléments nutritifs est intense au niveau de l'assise nourricière. Si, par exemple, on fait la réaction de l'amidon par l'iodo-iodure de potassium sur une jeune anthère d'*Helleborus foetidus* (et le fait se constate chez d'autres plantes) tous les tissus sous-jacents apparaissent complètement bruns, tant ils sont bourrés de gros grains d'amidon, sauf cependant en quatre points qui sont justement les quatre massifs polliniques entourés de toutes parts de leurs assises nourricières. Ces dernières forment donc une couche séparatrice très nette entre les régions amylières et la cavité pollinique. Il y a donc lieu de supposer que, à ce niveau, les glucides sont entièrement utilisés au fur et à mesure qu'ils arrivent au lieu d'être condensés en amidon comme dans les autres régions de l'anthère.

MASCRÉ a donné des figures de la répartition des granulations lipoidiques osmioréductrices qui indiquent que celles-ci se comportent, dans certains cas, comme l'amidon, c'est-à-dire qu'elles entourent l'assise nourricière, mais sont absentes dans celle-ci.

L'assise nourricière apparaît donc comme un centre très important de transformations chimiques, et il semble certain que, dans ces phénomènes, le chondriome joue un grand rôle.

On pourrait peut-être interpréter comme il suit les différentes modifications morphologiques décrites ci-dessus :

Evolution et rôle de la membrane dans le tissu nourricier des tétraspores.

J'ai signalé, au chapitre précédent, l'évolution très particulière des membranes de l'assise nourricière des tétraspores chez certaines espèces.

Avec un léger retard sur l'ornementation des spores, les parois de l'assise nourricière de beaucoup d'espèces s'épaississent par endroits. Elles présentent d'abord des points de chromaticité plus grande, puis ces points grossissent et deviennent réfringents. La chromaticité disparaît de plus en plus et, lorsque l'assise nourricière dégénère, on retrouve les ornements à cause de leur réfringence ; l'étude de ces ornements a montré qu'elles ne sont ni ligni-

fiées, ni subérifiées, ni cutinisées, mais qu'elles sont constituées par une substance très voisine de celle qui constitue la membrane des grains de pollen.

Je n'ai jamais observé la disparition de ces ornements, comme Mlle Lotte KOSMATH paraît être disposée à l'admettre, mais j'ai constaté la difficulté qu'il y a à distinguer celles-ci lorsqu'elles sont devenues parfaitement incolores.

Mlle L. KOSMATH a étudié d'une façon très approfondie la répartition de ces ornements dans les différentes familles d'Angiospermes. Elle a constaté que, sur trente-trois familles étudiées, une seule présentait à la fois des genres dont les membranes des cellules nourricières étaient ornementées et des genres à membranes demeurées minces.

Dans les Composées, j'ai trouvé des parois très typiquement ponctuées chez *Erigeron canadensis* et normales chez *Senecio vulgaris*. Peut-être cet exemple doit-il être ajouté à l'exception indiquée par Mlle L. KOSMATH, mais je crois que, pour certaines espèces, il doit être très difficile d'apprécier si la membrane est ou n'est pas ornementée, tous les termes de passage devant exister entre ces deux états. C'est ainsi que Mlle Lotte KOSMATH range les Solanacées (en se basant sur l'*Atropa Belladonna*) parmi les espèces dont les assises nourricières n'épaississent pas leurs membranes, tandis que MASCRÉ, voyant de très petits points subsister sur celles-ci après décoloration trop poussée du violet cristal, conclut que cette membrane est cutinisée.

Ces granulations ne semblent pas pourvues d'un canal comme le signale Mlle UBISCH. L'aspect donné par la ponctuation centrale qui paraît, en effet, creuse, proviendrait probablement d'un phénomène d'optique dû à la différence de réfringence entre les deux parties de l'ornementation.

Il est intéressant de voir que ces cellules laissent sourdre une quantité de produits nutritifs, même après l'ornementation de leurs parois. Peut-être peut-on supposer ici que les produits passent surtout entre les ornements, où la paroi reste mince, car celles-ci ne sont jamais continues, mais contiguës.

Je n'ai, dans aucune des espèces étudiées, rencontré une transformation mucilagineuse de la paroi du tapis, transformation aboutissant à une si grande masse de mucilage que celle-ci envahisse toute

Évolution du chondriome et des vacuoles

Assise nourr. stade des :	<i>Equisetum arvense.</i>	<i>Todea barbara</i>	<i>Ginkgo biloba</i>	<i>Allium nutans</i>	<i>Helleborus foetidus</i>
Cellules primor- diales	<i>Chondriome</i> Mitochondries Bâtonnets Ch. contes <i>Vacuoles.</i> Peti- tes, peu nom- breuses.		<i>Chondriome</i> Mitochondries Bâtonnets Ch. contes <i>Vac.</i> Petites, peu nombr.	<i>Chondriome</i> Mitochondries Bâtonnets Ch. contes. <i>Vac.</i> Petites peu nombreuses	<i>Chondriome</i> Mitochondries Bâtonnets Ch. contes <i>Vac.</i> petites et peu nomb.
Cellules mères	Mitochondries Bâtonnets Ch. contes <i>Vac.</i> Nom- breuses.	Mitochondries Bâtonnets Ch. contes <i>Vac.</i> Grandes vacuoles.	Mitochondries Bâtonnets puis Mitoch. et rares amylo- plastés. <i>Vac.</i> plus nomb.	Mitochondries Ch. contes Petits plastés <i>Vac.</i> id.	Mitochondries Bâtonnets Ch. contes <i>Vac.</i> plus nom- breuses.
Mitoses réduc- trices	Ch. contes puis phase gra- nuleuse <i>Vac.</i> Petites et nombr.	Tendance à la phase granu- leuse puis ch. contes <i>Vac.</i> moins grosses	Mitochondries Bâtonnets Rares ch. contes Rares amylo- plastés. <i>Vac.</i> grosses à précipités phénoliques	Tendance à la forme gra- nuleuse. <i>Vac.</i> plus grosses	Mitochondries Bâtonnets Ch. contes <i>Vac.</i> grandes
Tétrades	Mitochondries Bâtonnets Ch. contes. Début de plast. <i>Vac.</i> Petites et nombr.	Mitochondries Bâtonnets Rares ch. contes Petits amy- loplastés. <i>Vac.</i> id.	Mitochondries Rares ch. contes Amyloplastés <i>Vac.</i> id.	Mitochondries Ch. contes. Plastés. <i>Vac.</i> Grandes à précipités sidérophiles.	Chondriomites Mitoch. puis Mitochondries <i>Vac.</i> moins grosses et moins nom- breuses
Jeunes spores	Amyloplastés Mitochondries Bâtonnets <i>Vac.</i> Un peu plus grosses et moins nombreuses.	Mitochondries Bâtonn. Amyloplastés <i>Vac.</i> id.	Mitochondries Rares ch. contes Gros amylo- plastés. <i>Vac.</i> très grosses	id. id.	Mitochondries Bâtonnets Ch. contes Plastés <i>Vac.</i> id. avec précipités si- dérophiles.
Spores mûres	Très gros amy- loplastés Bâtonnets Mitochondries puis dispari- tion. <i>Vac.</i> id.	puis disparit.	Mitochondries Rares ch. contes Gros amylo- plastés puis disparition <i>Vac.</i> moins grosses	Mitochondries Rares ch. contes Gros plastés <i>Vac.</i> grandes puis disparition	id. <i>Vac.</i> id. puis disparition

dans l'assise nourricière des spores

<i>Euphorbia</i> <i>Sau- liana</i> — <i>peplus</i>	<i>Gentiana</i> <i>cruciata</i>	<i>Vincetoxicum</i> <i>officinale</i>	<i>Digitalis</i> <i>lutea</i> — <i>purpurea</i>	<i>Senecio</i> <i>vulgaris</i>
<i>Chondriome</i> Mitochondries Bâtonnets Ch. contes (Éléments peu nombreux) <i>Vac.</i> Petites et peu nombr.	<i>Chondriome</i> Mitochondries Bâtonnets Chondriocontes <i>Vac.</i> petites et peu nombr.	<i>Chondriome</i> Mitochondries Bâtonnets Ch. contes <i>Vac.</i> très peti- tes, peu nom- breuses.		<i>Chondriome</i> Mitochondries Ch. contes <i>Vac.</i> rares, peti- tes rondes
Mitochondries Bâtonnets Ch. contes (Éléments plus nombreux) <i>Vac.</i> id.	Mitochondries Bâtonnets Ch. contes <i>Vac.</i> plus nomb.	Mitochondries Bâtonnets Ch. contes <i>Vac.</i> petites.	Mitochondries Bâtonnets Ch. contes <i>Vac.</i> nombr.	Mitochondries Bâtonnets Longs ch. contes <i>Vac.</i> petites et peu nombr.
Mitochondries Bâtonnets <i>Vac.</i> peu nom- breuses et avec précipi- tés sidéro- philes	Mitochondries puis Ch. contes <i>Vac.</i> assez nom- breuses.	Mitochondries Bâtonnets Ch. contes <i>Vac.</i> petites	Mitochondries <i>Vac.</i> id.	Chondriomites Mitochondries puis, plus tard, Ch. contes <i>Vac.</i> id.
Mitoch. puis Rares ch. contes Jeunes plastes <i>Vac.</i> grandes	Mitochondries Bâtonnets Ch. contes Plastes <i>Vac.</i> assez nom- breuses avec précipités phénoliques	Mitochondries puis Ch. contes <i>Vac.</i> plus nom- breuses.	Mitochondries <i>Vac.</i> grandes.	Mitochondries Ch. contes <i>Vac.</i> nombr.
Mitochondries Ch. contes Gros plastes <i>Vac.</i> nom- breuses	Mitochondries Bâtonnets Ch. contes Plastes <i>Vac.</i> moins nombreuses	Mitochondries Chondriocontes Plastes <i>Vac.</i> polarisées avec précipi- tés phénoli- ques.	Mitochondries Chondriocontes Amyloplastes <i>Vac.</i> moins grosses	Mitochondries Ch. contes Petits plastes <i>Vac.</i> grandes avec précipi- tés phénoli- ques.
id. <i>Vac.</i> id. puis disparit.	Mitochondries Bâtonnets Rares chon- driocontes Gros plastes <i>Vac.</i> id. puis disparition	id. puis disparition	Mitochondries Ch. contes Amyloplastes <i>Vac.</i> moins nombreuses puis disparit.	Mitochondries Ch. contes Gros plastes <i>Vac.</i> moins nombreuses. puis disparit.

la cavité pollinique. Dans la Gentiane et surtout dans l'*Equisetum* les réactions appropriées ont toutes été négatives.

Tapis plasmodiaux et tapis sécréteurs

On sait que, en 1901, GÖEBEL divisa les tapis staminaux en deux catégories : les tapis plasmodiaux, les tapis sécréteurs.

Parmi les auteurs ayant décrit, avant lui, des tapis du premier type citons : STRASBURGER (1882) qui décrit un periplasmodium à nombreux noyaux dans l'*Arum*, CAMPBELL (1897 et 1898), WIEGAND, Mlle CALDWELL (1899), DUGGAR (1900), et parmi ceux qui ont décrit un tapis du second type : CHAUVEAUD (1892), chez *Vincetoxicum officinale*.

Il était du reste admis que les tapis du premier type étaient de beaucoup les plus fréquents, les autres se rencontrant surtout chez les Lycopodées.

Dans les recherches sur l'assise nourricière postérieures au travail de GÖEBEL, il est presque toujours question d'un periplasmodium. Citons, par exemple, MÜRBECK (1902), qui décrit un periplasmodium chez *Ruppia*, HANNING qui le retrouve chez *Equisetum* et constate la présence de grains d'amidon, ERNST en 1913, qui attribue au periplasmodium un rôle nutritif et édificateur, TISCHLER qui en 1915, fait une étude très détaillée du tapis des Commelinacées et l'étend aux Monocotylédones. Ce dernier auteur conclut à la formation d'un periplasmodium vrai chez les Hélobiées et les Spadiflorées et pense que la forme du tapis chez les Monocotylédones aurait une importance en systématique.

La même année, JUEL fait paraître un travail sur le même sujet et conclut, lui aussi à l'importance systématique de l'assise nourricière, tout au moins pour certains grands groupes, comme celui des Rubiales par exemple. Il constate qu'au contraire dans d'autres groupes, le tapis peut se développer d'une manière différente dans les diverses espèces.

En 1920, Mme JACOBSON PALEY reprend l'étude du tapis de l'*Arum maculatum* et y décrit un periplasmodium. Elle signale la dégénérescence de très nombreuses microspores et l'attribue à ce periplasmodium qui, pense-t-elle, jouerait à la fois un rôle de parasite et d'élément nourricier et dont la formation serait due

à « l'exaltation d'une fonction », et le compare au tissu cancéreux.

Mme Anna LUXEMBURG, en 1923, étudie l'assise nourricière de différents *Larix* et constate la formation d'un periplasmodium avec émigration du protoplasma entre les tétrades, la place de l'ancien tapis devenant un espace libre, « tout le protoplasme s'étant écoulé vers le centre de l'anthere ». Elle signale, de plus, que le periplasmodium prend son origine, chez les *Larix*, uniquement aux dépens du protoplasme et des noyaux des cellules nourricières et « ne provient jamais, même en partie, comme il arrive chez les autres plantes, des sporocytes dégénérés. Nous avons trouvé souvent des grains de pollen complètement dégénérés, mais ils possédaient toujours des membranes cellulodiques non résorbées ».

MASCRÉ (1921), ayant entrepris des recherches sur le tapis staminal des Solanacées, constate que, contrairement à l'opinion de BONNET, le type sécréteur est réalisé chez toutes les plantes de cette famille. Son attention est alors éveillée et, en 1925, il étudie les Commélinacées. Il constate que le periplasmodium décrit par TISCHLER est une masse mucilagineuse provenant de la dégénérescence des membranes des cellules de l'assise nourricière et dans laquelle on retrouve les noyaux et le chondriome sans aucune activité. En 1928, le même auteur entreprend l'étude de l'*Aruin maculatum* et constate « un nouvel exemple de tapis plasmodial dont la formation s'explique par la dégénérescence mucilagineuse des cellules nourricières ». Il conclut : « il semble donc que l'évolution du tapis staminal vers le type sécréteur ou vers le type plasmodial soit liée à l'évolution de la paroi cellulaire qui se subérifie ou se cutinise dans le premier cas, et subit, dans le second, la dégénérescence mucilagineuse. » (C. R. Ac. Sc. t. 75 p. 1643).

La même année, cependant, TIPPMAN, dans un travail très intéressant, avait étudié le periplasmodium des Ptéridophytes et avait conclu soit à un vrai periplasmodium, soit à des prolongements amiboïdes provenant des cellules nourricières.

En 1929, SOUZA VIOLANTE, dans un travail sur la parasynédèse dans la Balsamine et la Campanule, parle du tapis en ces termes « Le tapis est, pourrait-on dire, diffus » et il indique qu'il entend par là « qu'il ne s'agit pas ici d'une prolifération vers l'intérieur de la loge de l'anthere d'un tapis normal », « les cellules périphériques ne se multiplient presque plus dès que les divisions sporogoniales

ont commencé, mais ce sont simplement certaines d'entre les sporogonies qui sont restées stériles pour prendre un rôle nutritif ».

Cette hypothèse n'est, du reste, pas nouvelle, et ROSENBERG en 1901 interprétait déjà le *periplasmodium* de certaines plantes comme des cellules archésporiales dissoutes après être devenues stériles.

Ces faits mériteraient d'être vérifiés par une étude spéciale et nous venons de voir qu'ils n'ont pas reçu confirmation quant à l'*Arum maculatum* (MASCÉ).

Dans les plantes étudiées précédemment, je n'ai jamais vu de spores dégénérant pour nourrir leurs congénères.

Les réactions des mucilages ont été tentées pour les cas où il y avait apparence de periplasmodium. On a vu que dans l'*Equisetum*, le periplasmodium est véritable puisque le chondriome continue à y évoluer pour former des amyloplastes. Dans le *Todea barbara*, les prolongements amiboïdes décrits par TIPPMAN pour les Osmundées ont été constatés. Enfin, dans les Gentianes, on a vu aussi que la masse plasmodiale pouvait élaborer des « protéoplastes » et qu'il n'avait pas été possible de mettre en évidence, au début de sa formation, de substances mucilagineuses.

De ces faits, il me semble qu'on peut conclure au maintien, pour l'assise nourricière, de la vieille classification de GEBEL en tapis plasmodiaux et tapis sécréteurs, mais, contrairement à ce que croyaient les anciens auteurs, les premiers paraissent très rares chez les Phanérogames et, au contraire, nombreux chez les Ptéridophytes. Les exemples étudiés par MASCÉ sembleraient donc, d'après mes recherches, devoir être considérés comme répondant à des types intermédiaires, ainsi que les cas décrits par TISCHLER chez les Liliiflores (Muguet, *Tamus communis*) et les Broméliacées (*Cryptanthus*).

Dans ces plantes, l'auteur allemand spécifie bien que la masse qui se trouve entre les grains de pollen n'est pas un periplasmodium car il n'y voit pas de noyaux et il suppose qu'elle provient tout au plus, soit de l'activité du tapis, soit de la transformation mucilagineuse des substances de la membrane pollinique. Il penche pour la première de ces hypothèses. Nous avons vérifié la seconde pour le cas de la Gentiane où le mucilage provient de boules émises par les pores des grains de pollen.

TISCHLER, enfin, pense que beaucoup des anciens auteurs ont pris pour un periplasmodium des masses mucilagineuses analogues. Je suis entièrement de son avis.

Quant à l'importance de l'évolution du tapis dans les classifications systématique scomme le proposent SCHNARF, TISCHLER et d'autres auteurs, qui supposent que des groupes bien distincts de plantes présentent toujours un tapis analogue, il paraît prudent de penser que beaucoup de vérifications sont encore nécessaires. Peut-être arrivera-t-on à trouver plus tard des faits intéressants dans cet ordre d'idées.

DEUXIÈME PARTIE

ÉTUDE DE L'ASSISE SPOROGÈNE

CHAPITRE PREMIER

HISTORIQUE

On trouve déjà, au début du ^{xvii}^e siècle, des descriptions détaillées des différentes parties de la fleur, y compris les étamines et le pistil, mais il faut attendre le travail de MALPIGHI, (1) paru en 1671, pour rencontrer la première étude de l'anthère des Phanérogames et du sporange des Cryptogames au point de vue morphologique et anatomique. GREW (1), en 1862, signale la déhiscence de ces anthères et représente grains de pollen et spores.

A la même époque, MICHELI (1) cherchant les organes sexuels des Cryptogames vasculaires décrit le sporange des Fougères, mais en donne une interprétation fausse.

LINNÉ (1), en 1735, homologue le sporange des *Equisetum* à une étamine.

Le grand savant français MIRBEL eut le mérite, en 1831, d'observer, pour la première fois, la formation des spores du *Marchantia polymorpha* aux dépens de cellules-mères, chaque cellule-mère donnant quatre spores, et l'année suivante, de voir les grains de pollen se former par quatre, eux aussi, dans chaque « utricule pollinique » (cellule-mère) chez différentes Phanérogames, excepté les Asclépiadacées. Mais il ne conclut pas à l'homologation des spores et des grains de pollen.

Au même moment, un physiologiste allemand, FRITZSCHE, fait une étude détaillée des grains de pollen et décrit leur germination. MEYEN indique le rôle des pores pendant celle-ci.

NAEGELI, en 1842, dans son intéressant travail sur le développement de l'anthère et du pollen, confirme ou met au point les travaux de ses prédécesseurs.

(1) D'après BONNIER et LECLERC DU SABLON.

C'est, au milieu du XIX^e siècle que HOFMEISTER, dans un travail magistral, homologua spores et grains de pollen et développa sa théorie de l'alternance de génération.

Citons encore ROSANOFF (1865) qui indiqua les réactions chimiques de l'exine et de l'intine, CHATIN (1870), qui, dans son traité de l'anthere, résuma les connaissances acquises jusqu'à ce jour à ce sujet, WARMING (1873) qui s'occupa le premier, comme j'ai déjà eu l'occasion de le dire dans une autre partie de ce travail, de l'origine et du développement des différentes assises de l'anthere et montra nettement que les cellules-mères proviennent des cellules primordiales.

Dès lors, les travaux se rapportant aux spores et surtout aux grains de pollen, sont très nombreux. La plupart des auteurs s'occupent de l'évolution anatomique et particulièrement des divisions réductrices. Citons parmi les plus anciens : ELFVING (1878), STRASBURGER (1880), GUIGNARD, TANGL (1882), CHAUVEAUD (1892), JUEL (1897 et 1900), DOP, qui signala l'évolution si particulière des grains de pollen des Cypéracées, évolution confirmée par PIECH en 1924 et 1928, LUBIMENKO et MAIGE (1908), Mlle ANNA STARR (1910). A ce moment, les techniques cytologiques ayant progressé, on voit les auteurs s'occuper du contenu cellulaire des grains de pollen. Les uns observent les noyaux et font des numérations de chromosomes ou décrivent les différents stades des mitoses réductrices au point de vue caryologique : ils ne seront pas cités ici, leurs recherches n'entrant pas dans le cadre de ce travail : les autres s'occupent de sujets qui se rapportent à ce travail, c'est-à-dire du contenu cytoplasmique, leurs travaux vont être étudiés maintenant.

En 1908, YANAMOUCI signale une couronne autour des noyaux pendant la sporogénèse de *Nephrodium*. D'après ses figures, il a du être en présence d'une accumulation chondriosomique.

La même année 1910, TISCHLER remarque la présence de chromidies dans le grain de pollen de *Musa sapientum*, NICOLSI-RONCATI fait paraître une étude sur l'évolution de ces organites au cours de la sporogénèse d'une Renonculacée, l'*Helleborus foetidus*, et LEWITSKY publie des recherches analogues sur une Monocotylédone, l'*Asparagus officinalis*.

En 1911, SAPEHIN observe la sporogénèse des Mousses et constate,

que chez ces plantes, les chloroplastes existent pendant toute la durée de la vie cellulaire.

En 1912, WOYCICKI fait une étude parallèle pour le *Malva sylvestris* et admet la formation de l'amidon en dehors des chondriosomes et GUILLIERMOND signale la présence des éléments du chondriome dans le grain de pollen adulte de *Cucurbita pepo* et de *Lilium candidum*. En 1913, SAPEHIN observe les plastides de certaines Ptéridophytes, en 1915 WAGNER publie une étude du chondriome pendant le développement des grains de pollen chez *Veratrum album*, NAWASCHINE, en 1916, s'occupe du *Larix siberica*.

En 1920, GUILLIERMOND fait paraître un travail sur le comportement des chondriosomes pendant la sporogénèse du *Lilium candidum* et complète celui-ci, en 1924, par l'étude comparative à ce point de vue, du sac embryonnaire et des grains de pollen chez les Liliacées.

En 1921, NOACK signale, dans les cellules-mères de *Pelargonium zonale*, un mélange de mitochondries et de plastes et MASCRÉ la présence de l'amidon dans les grains de pollen des Solanacées, EMBERGER enfin étudie d'une façon détaillée et très complète l'évolution des plastes dans des genres appartenant aux différents groupes de Ptéridophytes. Il signale, chez les Lycopodiniées, la présence d'un seul chloroplaste subsistant pendant toute l'évolution, mais, dans les autres groupes, il constate une évolution analogue à celle qui est rencontrée chez les Phanérogames. Il complète ses recherches sur les Equisétacées l'année suivante.

En 1922, GUIGNARD étudie des plastes de forme particulière chez les Asclépiadacées, plastes qu'on retrouvait pendant la germination du grain de pollen, dans le tube pollinaire où ils affectaient des formes de croissant. La même année, P. A. DANGEARD observe des microsomes qui paraissent se rapporter à des granulations lipoïdiques et des petits plastes légèrement plus gros, dans les cellules-mères de l'Iris (éléments qui devenaient bien distincts dans le grain de pollen par le développement des plastes), et DEVISÉ de belles accumulations chondriosomiques pendant les mitoses réductrices chez *Larix europea*.

En 1923, Pierre DANGEARD, dans une étude sur le système vacuolaire chez les Végétaux, décrit la coloration vitale de celui-ci dans les grains de pollen mûrs de diverses Gymnospermes.

La même année que le travail de GUILLIERMOND sur les Liliacées, en 1924, RUHLAND signale, à l'aide de l'examen au microscope à fluorescence, de la chlorophylle dans la cellule génératrice de *Lupinus luteus*.

LEWITSKY en 1925 fait une étude très détaillée de l'évolution des chondriosomes pendant la sporogenèse d'*Equisetum palustre*. Il s'intéresse particulièrement au manteau mitochondrial qui entoure l'aire nucléaire pendant les phénomènes de réduction et qu'il compare aux plastides de certaines Algues.

L'année suivante, paraissent les recherches de FINN et celles de KRUPKO sur la gonogenèse du *Gagea lutea*.

C'est en 1927 que paraît le premier et l'unique travail d'ensemble sur l'évolution du chondriome pendant la formation des grains de pollen chez les Angiospermes et qui est dû à WAGNER. L'auteur étudie un certain nombre d'espèces nouvelles, résume les recherches de ses prédécesseurs et en tire un schéma général d'évolution qui sera discuté au chapitre suivant. Il compare, de plus, ses résultats avec ceux obtenus chez les Animaux et en tire un certain nombre de conclusions tendant à rapprocher les faits observés dans les deux règnes.

Cette même année, SENJANINOVA publie ses recherches sur le chondriome pendant la sporogenèse des Mousses et des Fougères et Mme ANNA LUXEMBURG ses observations sur le pollen des Malvacées.

Elle observe vitalement, sans coloration, différents stades des cellules mères et des jeunes grains de pollen, puis compare ses résultats avec ceux qu'elle obtient par les techniques mitochondriales. Elle admet la formation « *de novo* » des mitochondries à partir de tous petits éléments du cytoplasme, et l'élaboration des graisses aux dépens de plastides semblables aux amyloplastides au point de vue morphologique et histochimique, mais vérifie que l'amidon prend toujours naissance au sein des plastides. Elles ne voit jamais, enfin, de chondriocontes à aucun stade du développement.

En 1928, KRJATCHENKO-DOUZE reprend l'étude d'une Liliacée, le *Lilium croceum*, PROSINA fait celle du *Larix dahurica*, KIRBY se préoccupe de divers genres d'*Osmunda* et MA de l'*Isoetes melanospora*.

En 1929, HEIMLICH étudie la microsporogenèse chez *Cucumis sativus*.

Enfin en 1931, THOMAS dans sa Thèse, ébauche l'étude de l'évolution du chondriome chez quelques Angiospermes, mais n'apporte aucun fait nouveau.

On voit donc qu'à part le travail d'ensemble effectué par WAGNER sur les Angiospermes et les recherches faites sur quelques familles isolées par GUILLIERMOND, LEWITSKY et quelques autres, rien n'a paru résumant l'évolution des éléments cytoplasmiques, chez les plantes vasculaires. C'est ce que je me suis proposé de faire dans cette deuxième partie.

CHAPITRE II

RECHERCHES PERSONNELLES

EQUISETUM ARVENSE LINN

L'évolution du chondriome pendant la sporogenèse de l'*Equisetum limosum* a été étudiée par EMBERGER dans ses recherches sur les Ptéridophytes en 1921. Cet auteur constate la fragmentation du chondriome au début du stade cellule-mère, puis la formation de petits amyloplastés avant les mitoses réductrices. Dans la spore, il distingue très nettement les deux catégories de chondriosomes, les plastés contenant de l'amidon et le chondriome inactif sous forme de bâtonnets et de grains. Il complète ses recherches en 1922 et signale l'apparition de la chlorophylle dans les jeunes cellules-mères des spores.

LEWITSKY en 1925 reprend cette étude sur *Equisetum palustre* L en s'attachant principalement au comportement des chondriosomes pendant les deux mitoses de réduction. Il décrit, à ce moment, la formation d'une sorte de manteau mitochondrial compact formé d'un cytoplasme dense qu'il appelle *stroma*, dans lequel les mitochondries, très petites, sont disposées dans des sortes d'alvéoles. Ce manteau peut être extrait des cellules-mères des spores : il ne se dissout pas dans l'eau sans laisser de traces, comme le reste du cytoplasme, ne se fragmente pas et est flexible.

On trouvera au chapitre suivant la description de ce travail.

1° Observations vitales.

Les observations vitales n'ont pu, malheureusement, être pratiquées que sur les spores à différents degrés d'évolution, les divisions réductrices s'étant déjà produites dans les cellules-mères lorsqu'il m'a été possible d'entreprendre cette étude.

Une jeune spore d'*Equisetum arvense* observée vitalement dans du liquide de RINGER présente une coloration légèrement verdâtre et un noyau placé latéralement. Cette coloration, due aux chloroplastes, est d'autant plus visible que les spores observées sont plus âgées et dans une spore presque mûre, possédant ses élatères, elle se localise dans une région bien déterminée, ayant en coupe l'apparence d'une couronne, la partie entourée par la couronne étant probablement occupée par le noyau, la partie extérieure par le système vacuolaire.

Si on examine maintenant ces spores dans une solution de RINGER additionnée de rouge neutre, ou de bleu de crésyl on



Fig. 7. — *Equisetum arvense*. Colorations vitales.

1. Jeune spore colorée au rouge neutre. n, noyau, v, vacuole ; 2. Spore âgée colorée au bleu de crésyl. c, couronne verte formée par les chloroplastes ; v, vacuoles ; n, noyau.

voit, lorsque celles-ci sont jeunes, une grande vacuole centrale légèrement aplatie sur un côté par le noyau demeuré incolore (fig. 7, n° 1). Sur des spores plus âgées, on assiste à l'apparition de vacuoles plus petites, corrélativement à la diminution de l'unique grande vacuole primitive et dans une spore mûre, la partie de cytoplasme entourant la zone chlorophyllienne est remplie de petites vacuoles dont les précipités, agités de mouvements browniens, se colorent seuls par les colorants vitaux. (Fig. 7, n° 2).

2° Evolution des constituants cytoplasmiques.

Un jeune sporangie d'*Equisetum arvense* présente des cellules-

mères ayant l'aspect de cellules embryonnaires, c'est-à-dire possédant un gros noyau, un cytoplasme dense, de petites vacuoles et un chondriome formé de mitochondries, de chondriocontes et des bâtonnets. Peu avant la prophase hétérotypique, les chondriocontes manifestent des tendances à se raccourcir et, parmi eux, certains deviennent un peu plus chromatiques; les vacuoles se chargent de précipités sidérophiles que j'ai souvent vus localisés à un pôle de la cellule. (Planche XVII, 3).

Les fixations de certains stades des mitoses réductrices ont malheureusement mal réussi. Le manteau mitochondrial décrit par LEWITSKY était partout très visible. On pouvait observer, comme cet auteur, une localisation de ce manteau autour du fuseau pendant l'anaphase hétérotypique.

Pendant la télophase homéotypique, une cellule-mère bien fixée laisse apercevoir un chondriome individualisé, localisé à l'équateur du fuseau et dans lequel on peut reconnaître quelques éléments plus chromatiques, généralement en bâtonnets plus ou moins courts.

Le chondriome garde cette localisation jusqu'à la formation des quatre membranes qui séparent les cellules-filles; les vacuoles sont petites et disséminées dans le reste du cytoplasma.

Lorsque la jeune spore s'entoure d'une membrane cutinisée, les petits plastes, qui étaient déjà reconnaissables au stade précédent, par leur taille légèrement plus volumineuse, continuent leur évolution. Ils prennent des formes de fuseau, de virgule, de té tard, puis grossissent et élaborent de l'amidon, alors que les chondriosomes restent à l'état de mitochondries ou de courts chondriocontes.

Dans une spore mûre, les amyloplast es, nombreux et de grande taille, forment généralement une couronne autour du noyau qui a une position centrale. Les vacuoles, contenant très souvent des précipités phénoliques, sont petites et localisées à la périphérie de la spore, avec le chondriome inactif représenté par des mitochondries granuleuses et des chondriocontes. Les figures obtenues par les fixateurs mitochondriaux sont donc tout à fait superposables à l'observation vitale et les plastes que j'ai ainsi observés correspondant certainement aux chloroplastes qui communiquaient à la spore sa coloration verte. (Comparer la Fig. 7 et la Fig. 4, planche XVII).

On voit donc que mes résultats sur l'évolution du chondriome concordent tout à fait avec ceux d'EMBERGER. Je n'ai jamais obtenu de figures permettant d'attribuer aux chondriosomes une participation à l'élaboration de certaines membranes filles dans la tétrade pollinique, comme le suppose LEWITSKY.

TODEA BARBARA MOORE

Il n'existe pas de recherches sur la sporogénèse de *Todea barbara*.

EMBERGER, en 1921, a étudié celle des Filicinées en prenant comme exemple *Scolopendrium vulgare*, *Asplenium Ruta-muraria* et *Pteris aquilina* ; il n'a donc observé aucune Osmundée.

En 1927, Mlle SENJANIVOVA a observé le chondriome pendant la sporogénèse du *Nephrodium molle*. Elle a décrit la formation de plaques mitochondriales pendant les mitoses réductrices, plaques composées par un stroma spécial qui contient de nombreuses petites vacuoles.

Mlle KIRBY, au contraire, s'est préoccupée en 1928 du développement des chloroplastes dans la spore d'*Osmunda regalis*.

Elle signale que, dans la section d'un jeune sporange contenant de 1 à 4 cellules primordiales, aucun granule (mitochondrie) n'est apparent. Elle suppose que de tels granules sont si petits qu'il est impossible de les distinguer. Elle les voit apparaître plus tard et, lorsque les cellules-mères sont mûres, elle en distingue certains plus gros qu'elle appelle *proplastides*.

Elle compte alors ces granules, fait des moyennes et constate ainsi une augmentation de ceux-ci pendant la sporogénèse mais ne pense pas qu'ils se forment de *novo*. Les plastides, dans les spores, contiennent de l'amidon. Mlle KIRBY conclut : « Evidence from the spore inclusions of *Osmunda palustris aurea* is in agreement with the theory of two functional and developmental types of mitochondria, but the facts can be explained more simply on the view that there is only one type of granule, the developmental differences being explained on a numerical basis, depending on the space relationships and functions of the granules in cellular metabolism and in general physiological equilibrium of the organism » (p. 33).

Ses figures ne donnent aucun renseignement sur le comportement du chondriome pendant la sporogénèse.

Une cellule-mère de *Todea barbara* présente un noyau volumineux, un cytoplasme dense contenant de petites vacuoles, des mitochondries, des bâtonnets et de beaux chondriocotes.

Peu de temps avant la mitose réductrice, de très longs chondriocotes, plus épais que les autres chondriosomes, qui gardent les formes précédemment décrites, entourent très souvent une partie du noyau (Planche XVII, fig. 6).

Pendant la prophase hétérotypique, le chondriome est éparé dans le cytoplasme et composé de bâtonnets, de mitochondries, de chondriocotes moins allongés dont certains, par leur taille légèrement plus élevée, se signalent comme étant des plastes. Les vacuoles sont petites et réparties dans le cytoplasme. Les longs chondriocotes ont presque disparu : on n'en voit généralement plus qu'un ou deux par cellule sur les coupes.

A la métaphase de première division, le chondriome ne manifeste aucune tendance à prendre une position polarisée. Les chondriocotes deviennent de plus en plus courts. On retrouve les quelques petits plastes du stade précédent et les longs chondriocotes toujours situés à la périphérie du noyau. Les vacuoles ont légèrement augmenté de volume (Planche XVII, fig. 7 et 8).

Les phénomènes demeurent les mêmes pendant la deuxième mitose de réduction. Si on examine, par exemple, la fin d'anaphase figurée planche XVII, fig. 9, on voit que le chondriome est devenu entièrement granuleux, sauf quelques longs chondriocotes provenant, peut-être, de la fragmentation des quelques longs chondriocotes des stades précédents n'ayant pas disparu. On retrouve les petits plastes inchangés.

Les vacuoles sont beaucoup plus grosses et dispersées sans ordre.

Remarquons, en passant, la particulière netteté des figures obtenues par les fixateurs mitochondriaux et principalement la diacinèse dessinée (Planche XVII, n° 7). Les paires de chromosomes sont très visibles et, en recherchant plusieurs figures analogues, il serait possible de compter les gemini (qui semblent bien être au nombre de 10).

Lorsque les quatre jeunes spores sont individualisées au sein de la cellule-mère, les petits plastes grossissent et élaborent de gros grains d'amidon ; le chondriome granuleux commence à régénérer

quelques chondriocotes. (Planche XVII, fig. 10 et 11). Les vacuoles, assez nombreuses et assez grosses, sont réparties dans le cytoplasme et présentent de nombreux précipités. La jeune spore grossira et la spore mûre contiendra de très gros et très nombreux plastes amylières, des mitochondries et de petits bâtonnets, comme celle d'*Equisetum arvense*.

GINKGO BILOBA LINN

Nous avons vu que la sporogénèse du *Ginkgo biloba* a été étudiée en 1910 par Mlle A. STARR, au point de vue anatomique. Aucun travail cytologique, à ma connaissance, n'a été fait, sur cette plante. Au contraire il a été tenté chez d'autres genres du même groupe.

ALLEN, en 1903 décrit un « manchon » d'aspect feutré autour du fuseau achromatique pendant les mitoses réductrices du *Larix*.

DEVISE, en 1921, étudie la figure achromatique et la plaque cellulaire dans les microsporocytes du *Larix europæa*. Il s'attache surtout à prouver que les chondriosomes n'interviennent pas dans la formation de la figure achromatique.

Il signale, pendant la prophase réductrice, une orientation radiale du chondriome et ajoute : « Il faut noter que, si rapprochés qu'ils puissent être les uns des autres, les chondriocotes gardent parfaitement leur individualité et, nous pouvons le dire dès maintenant, il en sera ainsi durant toute la sporogénèse ». Il n'étudie pas les stades ultérieurs qui ne concernent pas son sujet.

PROSINA, en 1928, fait une étude très détaillée de la microsporogénèse chez le *Larix dahurica* Turcz., en s'attachant surtout à la question de l'individualité des plastes. Il signale des chondriomites au début des mitoses réductrices et la formation d'un « manchon » feutré. Il indique, pendant la métaphase, une localisation du chondriome en forme de manchette autour du fuseau, les deux pôles restant libres, puis à l'anaphase, la répartition du chondriome dans tout le cytoplasme, et la localisation en bonnet sur les deux noyaux-fils lors de la télophase. Pendant la division homéotypique le chondriome est presque entièrement granuleux ; puis dans les tétrades il constate que les plastes élaborent de l'amidon.

Dans une coupe d'un très jeune bourgeon floral de *Ginkgo biloba*, on voit une assise pollinique en voie de croissance, pré-

sentant de nombreuses mitoses. Une cellule primordiale est constituée par un très gros noyau, de toutes petites vacuoles, des chondriosomes peu nombreux sous forme de mitochondries et de rares chondriocontes (Planche XVII, fig. 12).

Dans les cellules-mères, le chondriome est devenu beaucoup plus riche ; les chondriocontes sont longs et nombreux, les mitochondries et les bâtonnets sont épars dans le cytoplasme avec les vacuoles légèrement plus développées.

Peu avant les mitoses réductrices, il n'est pas rare de voir certains chondriocontes des cellules-mères se renfler à une de leurs extrémités et élaborer de l'amidon se colorant en bleu par l'iodo-iodure de potassium. Des amyloplastes au même âge ont été signalés par WAGNER pendant la sporogenèse de *Veratrum album* en 1915. (Planche XVII, fig. 13).

Pendant les mitoses réductrices, je n'ai pas observé de localisation bien déterminée du chondriome. La figure 14, planche XVIII, montre, par exemple, une métaphase hétérotypique vue de profil dans laquelle le chondriome, à l'état de mitochondries et de chondriocontes, est réparti sans ordre tout autour de la figure de division, sans pénétrer dans l'aire nucléaire. De même, la télophase hétérotypique vue du pôle (Planche XVIII, fig. 15), laisse apercevoir la répartition sans ordre dans le cytoplasme des vacuoles, des chondriosomes et des plastes dont certains contiennent de l'amidon. Pendant les deux caryocinèses de réduction, le chondriome est constitué par des chondriocontes, des mitochondries et, très souvent, par les petits plastes déjà décrits au stade précédent.

Les cellules-mères ayant des plastes contenant de l'amidon conservent ce dernier pendant les phénomènes nucléaires de division (peut-être, cependant, ces grains d'amidon deviennent-ils un peu moins nombreux) ; celles qui n'en avaient pas n'en forment pas à ce stade et c'est ainsi que, dans une même coupe, lorsqu'on fait la réaction à l'eau iodo-iodurée, on peut trouver à la fois des cellules ayant un, deux ou plusieurs grains d'amidon, alors que d'autres cellules voisines en sont complètement dépourvues. Lorsque les jeunes spores deviennent libres dans la cavité pollinique, les petits plastes, qui étaient déjà très reconnaissables précédemment, grossissent ; d'autres se distinguent à leur tour du reste des éléments chondriosomiques. Tous élaborent alors de l'amidon.

Les vacuoles, toujours réparties dans le cytoplasme, sont plus nombreuses et un peu plus grosses (Planche XVIII, fig. 16).

Dans le grain de pollen mûr, dont la fixation est très difficile à réussir, les amyloplastés sont nombreux et mélangés à des mitochondries et à des chondriocotes.

Les fixations de *Pinus sylvestris* Linn que j'ai tentées n'ont pas été suffisantes pour me donner une idée complète de l'évolution du chondriome pendant la sporogenèse. Les tétrades, cependant, qui étaient bien fixées, laissaient apparaître un chondriome composé de mitochondries et de courts chondriocotes.

ALLIUM NUTANS LINN

Si la spo ogenèse du genre *Allium* a beaucoup été étudiée au point de vue caryologique, ses chromosomes étant très beaux, elle n'a pas fait l'objet d'études concernant le cytoplasme.

Beaucoup d'autres Monocotylédones, au contraire (et les Liliacées en particulier), ont attiré l'attention des spécialistes du chondriome.

C'est ainsi que LEWITSKY, en 1910, fit paraître des recherches sur l'évolution de celui-ci pendant la sporogenèse de l'*Asparagus officinalis*, dans lesquelles il signala, au moment des mitoses réductrices, les chondriosomes réunis sous la forme d'un manteau mitochondrial compact (dichtmantelförmig).

En 1915, WAGNER étudie l'évolution du chondriome dans l'assise pollinique du *Veratrum album*, en 1920 et 1924, GUILLIERMOND se préoccupe de celle du *Lilium candidum* et des Liliacées; en 1921, SUESSENGUTH donne de brèves indications sur celle d'un Palmier (*Chamædora Karvinskiana*); en 1926, KRUPKO étudie « les plastides et le chondriome dans la gonogenèse de *Gagea lutea* »; en 1928, KRJATCHENKO-DOUZE décrit celle du *Lilium croceum*.

1° Observations vitales.

L'*Allium nutans* est un objet très favorable à l'observation vitale. Ses cellules sont volumineuses, faciles à extraire, les chromosomes peu nombreux et bien visibles.

Une jeune cellule-mère, non encore séparée de ses voisines, présente un gros noyau et de petites vacuoles disséminées dans

le cytoplasme. Dans une cellule-mère plus âgée, bien individualisée, les vacuoles n'ont pas sensiblement changé. Peut-être sont-elles un peu plus nombreuses, puisque la cellule a grossi. (Fig. 8, 1).

Pendant les mitoses réductrices, les vacuoles deviennent beaucoup plus petites, mais elles sont un peu plus nombreuses.

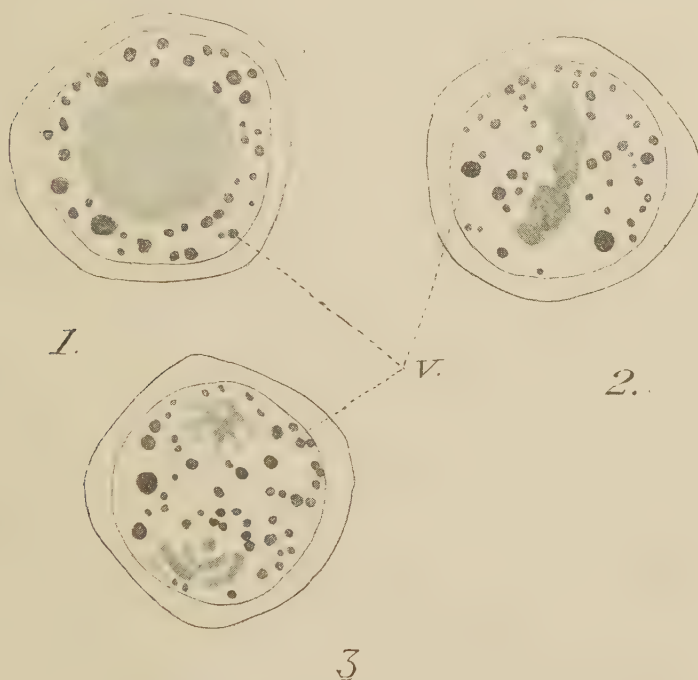


Fig. 8. — *Allium mutans* : Cellules-mères colorées au rouge neutre.
1. Cellules-mères avant les mitoses réductrices ; 2. Métaphase hétérotypique ;
3. Fin d'anaphase hétérotypique ; V. Vacuoles.

Il n'y a pas de vacuoles dans l'aire nucléaire, ce qui ne se voit pas dans les figures représentées ci-dessus car la cellule étant entière, les vacuoles placées dans le cytoplasme au-dessus de cette aire se projettent sur elle.

Les vacuoles gardent le même aspect pendant toute la période de réduction. On peut voir encore, à cette fin d'anaphase (fig. 8, n° 3) de petites vacuoles éparses en grand nombre dans le cytoplasme.

Pendant le stade des tétrades, les vacuoles paraissent grossir

légèrement. On les retrouve avec le même aspect dans le jeune grain de pollen libre dans la cavité pollinique. Plus tard, lorsque le grain de pollen est presque mûr, on voit quelques grosses vacuoles dans l'intérieur desquelles des précipités sont agités de mouvements browniens.

Ces observations me semblaient pouvoir présenter un intérêt particulier étant donné qu'aucune recherche semblable n'a été tentée, à ma connaissance. PIERRE DANGEARD, en 1923, a bien fait des colorations vitales, mais il ne s'est adressé qu'aux grains de pollen, n'ayant pas pu colorer les autres stades de la sporogénèse. Mme ANNA LUXEMBURG, en 1927, a observé les cellules-mères vivantes des Malvacées, mais n'a pas recherché les vacuoles.

On sait, de plus, que TISCHLER a émis l'hypothèse d'une émission de caryolympe dans le cytoplasme au moment de la prophase réductrice et que beaucoup de caryologistes considèrent comme très probable une déshydratation de la substance nucléaire au même stade. Il m'a semblé qu'en observant les vacuoles pendant les mitoses réductrices, il serait peut-être possible de vérifier cette dernière hypothèse, car l'eau rejetée ne peut se rendre que dans les vacuoles. Celles-ci, par conséquent, doivent augmenter de volume ou de nombre. On vient de voir qu'il ne semble pas en être ainsi.

Remarquons, de plus, que dans toutes les préparations faites pendant les mitoses réductrices, le cytoplasme ne paraît pas manifester de modifications et que les vacuoles semblent bien réparties uniformément dans toute la portion de la cellule non occupée par l'aire nucléaire. Autrement dit, rien ne peut faire soupçonner la présence d'un *stroma* constituant le support d'un manteau mitochondrial.

2° Evolution des constituants cytoplasmiques.

Une jeune cellule-mère d'*Allium nutans* présente une forme polyédrique, un gros noyau, de longs et nombreux chondriocontes flexueux, des bâtonnets, des mitochondries. Certaines, parmi ces dernières, se sont vésiculisées et ont une forme en anneau.

Pendant la maturation de la cellule-mère, les chondriocontes manifestent une tendance à se raccourcir. C'est ainsi qu'on voit

certaines de ces éléments se terminer à une de leurs extrémités par une chaînette de grains.

Lorsque se produisent les premiers phénomènes nucléaires de réduction (stade synapsis), les mitochondries sont réparties en grand nombre autour du noyau, les chondriocotes sont assez courts et beaucoup moins nombreux. Les petites vacuoles, qui apparaissent, après la fixation de Regaud et la coloration à l'hématoxyline, en clair sur le fond rose du cytoplasme coloré par l'érythrosine, sont éparses et tout à fait superposables à celles colorées par le rouge neutre sur la cellule vivante.

A la métaphase, le chondriome est devenu presque complètement granuleux et demeure toujours dispersé dans tout le cytoplasme, respectant l'aire nucléaire entourant les chromosomes. Les vacuoles sont bien visibles et bien exactement fixées (Planche XVIII, fig. 18, puis fig. 19).

Dans les diades, le chondriome est toujours à l'état d'un mélange de mitochondries et de courts chondriocotes. Les noyaux sont très gros, avec, souvent, deux nucléoles, les vacuoles petites et réparties sans ordre.

Au moment où les quatre cellules-filles sont individualisées dans la cellule-mère, le chondriome, toujours sous les mêmes formes, laisse apercevoir quelques éléments plus chromatiques, les plastes, qui grossiront bientôt. (Ceux-ci étaient quelquefois déjà visibles dans les diades) (Planche XVIII, fig. 20.)

Un jeune grain de pollen présente des vacuoles un peu plus grandes, de petits plastes, des mitochondries et des bâtonnets. Lorsqu'il est mûr, les vacuoles ont grossi et les chondriocotes sont régénérés.

Les graisses ont été colorées post-vitalement par l'acide osmique et le Soudan III. On peut résumer leur évolution comme suit : une jeune cellule primordiale ne présente que quelques granulations lipoïdiques dispersées. Leur nombre augmente à peine pendant le stade jeune cellule-mère. Il devient au contraire beaucoup plus grand pendant les mitoses réductrices. Il demeure sensiblement stationnaire jusqu'à la fin de la maturation du grain de pollen.

On voit que mes résultats concordent avec ceux que GUILLIER-

MOND a obtenus dans *Lilium candidum* bien que, dans cette dernière plante, la différenciation des plastes paraisse plus précoce. Au contraire, ils sont en désaccord avec ceux de LEWITSKY et de SUESSENGUTH sur une autre Liliacée, l'*Asparagus officinalis* et sur un Palmier le *Chamædora Karvinskiana*. En effet, dans l'*Allium*, aucun manteau ni anneau mitochondrial n'a jamais été décelé et les quelques mitochondries vésiculisées (soit naturellement, soit sous l'action des fixateurs) mises en évidence ne peuvent en aucun cas être prises pour de jeunes plastides (LEWITSKY).

De même, je n'ai jamais remarqué la première génération de plastes signalée par WAGNER, dans les cellules-mères, chez *Veratrum album* et par KRUPKO dans le *Gagea lutea* et encore moins constaté la formation « *de novo* » de mitochondries aux dépens de petites particules de cytoplasme, ainsi qu'une deuxième génération de plastes aux dépens de ces mitochondries (WAGNER).

On peut aussi juger par les figures se rapportant à la sporogénèse de l'*Allium nutans* que les chondriosomes, dans les tétrades polliniques, ne manifestent aucune tendance à se localiser vers la périphérie des quatre cellules de la tétrade et ne semblent pas participer à la formation des ornements de la membrane du grain de pollen, comme le prétend KRJATCHENKO-DOUZE chez *Lilium croceum*.

HELLEBORUS FÆTIDUS LINN

La première étude cytologique sur la sporogénèse a été pratiquée sur *Helleborus fætidus* par NICOLosi RONCATI, en 1910. A un stade jeune, il décrit un protoplasme dense, avec des granulations isolées ou en séries très courtes ; puis, au synapsis, un chondriome uniquement granuleux qui se dispose en manteau autour de la figure caryocinétique pendant la métaphase hétérotypique, et sur le reste du fuseau, lorsque les deux noyaux-fils se constituent. Pendant la deuxième mitose, il décrit encore des mitochondries et des chondriomites localisés autour du fuseau et, après la constitution des noyaux-fils, des granulations beaucoup plus denses dans les régions où vont se constituer les parois, bien qu'il n'admette pas qu'elles servent à la formation de celles-ci. L'auteur explique qu'il considère la formation du manteau mitochondrial

comme un processus de chondriodièrese qu'il compare à la caryodièrese, et qui faciliterait la répartition du chondriome entre les deux cellules-filles.

WAGNER, en 1927, a repris l'étude de la sporogénèse chez cette même plante. Il décrit des cellules primordiales identiques aux cellules du méristème, avec chondriocontes et mitochondries, puis des « mitochondries embryonnaires des plastides », vésiculisées, pendant la maturation des cellules-mères, enfin une augmentation très grande du nombre des chondriocontes et des mitochondries pendant le synapsis. Pendant les mitoses réductrices, WAGNER constate la formation « d'une housse chondriosomique » tellement épaisse que les chondriosomes isolés n'y sont plus discernables », puis, au moment des tétrades, une fragmentation des chondriocontes en grains en même temps que les chondriosomes se répartissent dans tout le cytoplasme. Un peu plus tard, le chondriome est sous forme de chondriocontes renflés, de vésicules et de mitochondries peu colorées. Dans le très jeune grain de pollen, les chondriocontes, renflés, se désagrègent en grains séparés sans donner de plastes. WAGNER n'a pas étudié les stades postérieurs. Dans le *Caltha palustris*, il trouve une évolution analogue à celle observée chez l'*Helleborus foetidus*.

THOMAS, en 1931, a signalé chez une autre Renonculacée, l'*Aquilegia vulgaris* de courts chondriocontes dans les cellules primordiales, un chondriome uniquement granuleux pendant les tétrades, de l'amidon dans les grains de pollen, sans étudier la genèse de ces éléments.

L'étude de l'*Helleborus foetidus* est rendue difficile par la petitesse des éléments sporogènes.

Une jeune cellule primordiale présente l'aspect d'une cellule méristématique avec de longs chondriocontes, des mitochondries, des bâtonnets, de petites vacuoles (Planche XVIII, fig. 23).

Lorsque les cellules-mères sont formées, elles renferment des noyaux énormes autour desquels le chondriome, à l'état de chondriocontes et de mitochondries, est beaucoup plus dense. On voit une ou deux mitochondries vésiculisées (celles qui probablement ont été interprétées par WAGNER, KRUPKO et d'autres auteurs comme des « plastides »), peut-être dues à l'action des

fixateurs ou existant naturellement, mais qui ne peuvent pas, étant donné leur très petit nombre, être considérées comme intervenant dans l'évolution des plastes. Le chondriome et les vacuoles demeurent sensiblement au même état pendant toute la maturation des cellules-mères.

Lorsque le noyau entre en synaptis (fig. 9, 1), les chondriocontes manifestent des tendances à se fragmenter en mitochondries, les chondriomites étant le stade intermédiaire, et le chondriome est devenu entièrement granuleux à la diacinèse. A partir de ce moment, il manifeste une tendance très nette à s'agglomérer, donnant l'impression de « manteau » décrite par NICOLOSI-RONCATI, LEWITSKY, WAGNER et PROSINA, mais ses éléments peuvent, à tous les moments, dans les bonnes préparations, être identifiés (fig. 9, n° 2).

A la métaphase le chondriome est aux pôles, contrairement aux descriptions de LEWITSKY pour *Asparagus officinalis* et de PROSINA pour *Larix dahurica*. On a, du reste, l'impression qu'il est localisé dans le cytoplasme libre et si, sur les métaphases examinées, le chondriome se trouve aux pôles, c'est probablement parce que la figure caryocinétique occupe toute la partie équatoriale de la cellule.

Pendant l'interphase qui sépare les deux divisions réductrices, de courts chondriocontes et des mitochondries sont répartis sans ordre entre les deux noyaux-fils. Pendant la mitose homéotypique, le chondriome, à l'état de mitochondries et de bâtonnets, donne l'aspect d'un large ruban séparant les aires nucléaires. Lorsque les quatre noyaux sont individualisés, les chondriosomes sont éparés dans le cytoplasme, mais ils semblent bientôt être en plus grand nombre dans la région où apparaîtront plus tard les membranes cellulaires. Rien ne peut faire supposer, malgré tout, qu'ils joueront un rôle dans l'élaboration de celles-ci.

Les jeunes grains de pollen, devenus libres dans la cavité pollinique, possèdent un gros noyau, de petites vacuoles et un chondriome composé de bâtonnets, de grains et de plastes qui élaborent de l'amidon. Pendant leur maturation, les amyloplastes grossissent, des chondriosomes se transforment en chondriocontes, les vacuoles deviennent plus volumineuses et contiennent souvent des précipités sidérophiles (fig. 9, 4).

Au moment de la division en deux cellules du grain de pollen, le chondriome manifeste une tendance à la forme granuleuse. La cellule génératrice est formée d'éléments en grains et en bâtonnets,

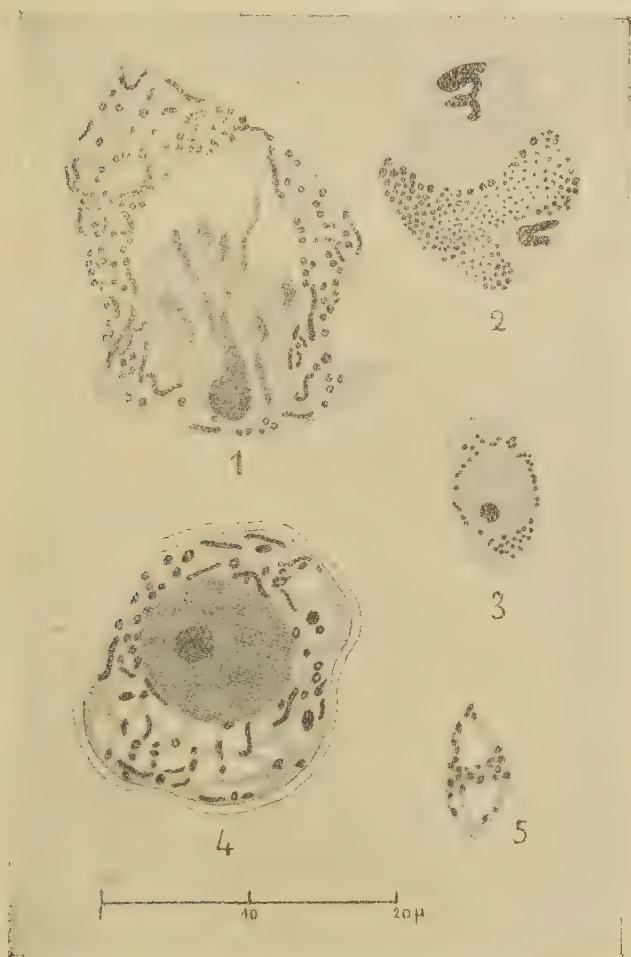


Fig. 9. — *Helleborus foetidus*.

1. Stade synapsis ; 2. Prophase de 2^e division ; 3. Une des cellules de la tétrade ;
4. Grain de pollen ; 5. Cellule génératrice.

dont certains, plus gros et plus chromophiles doivent représenter des plastas. Les vacuoles sont assez importantes par rapport à sa taille. (Fig. 9, n° 5).

Il arrive, parfois, de trouver des grains de pollen en train de germer dans la cavité pollinique lorsque les anthères sont fixées très âgées. On voit alors une énorme vacuole occuper la plus grande partie de l'ancienne cellule végétative, vacuole entourée par une mince pellicule de cytoplasme, la plus grande partie de celui-ci se localisant du côté du tube et renfermant alors de petites vacuoles nombreuses et un chondriome à l'état de grains, de courts chondriocotes et de petits plastes.

Signalons que CHAUVEAUD a décrit une répartition analogue des vacuoles pendant la germination de la cellule pollinique chez le *Vincetoxicum officinale*.

On voit que ces résultats diffèrent sensiblement de ceux obtenus par mes prédécesseurs. En effet, les vésicules mises en évidence dans les cellules-mères ne peuvent pas être considérées comme « embryonnaires des plastides ». On voit ceux-ci grossir à partir de mitochondries pendant la séparation des quatre cellules de la tétrade, alors que les vésicules mitochondriales ont disparu depuis longtemps. Enfin, pendant les mitoses réductrices, le manteau mitochondrial a bien été aperçu mais les chondriosomes n'ont perdu, dans aucun cas, leur visibilité et ont toujours pu être nettement individualisés. De plus, la désagrégation en mitochondries des chondriocotes renflés, dans les très jeunes grains de pollen, n'a jamais été aperçue sur mes préparations qui montraient, au contraire, à ce stade, un allongement des mitochondries en chondriocotes et je n'ai jamais assisté, à la naissance « *de novo* » des chondriosomes aux dépens du cytoplasme ; les menues granulations grises qui sont très souvent visibles, et à tous les stades étaient, dans mes préparations, des figures de coagulation du cytoplasme.

EUPHORBIA SAULIANA BOR. EX BOISS.

L'étude complète de la sporogenèse de l'*Euphorbia Sauliana* n'a pas été entreprise. Les petits plastes sont déjà devenus nettement visibles lorsque la cellule-mère est mûre. Pendant les mitoses réductrices, il n'y a aucune formation de manteau mitochondrial.

Les éléments du chondriome sont distinctement visibles et répartis dans tout le cytoplasme.

GENTIANA CRUCIATA LINN

La sporogénèse des Gentianacées a été étudiée, au point de vue morphologique, par GUÉRIN en 1924. Il n'existe aucun travail, à ma connaissance, au point de vue cytologique.

Une très jeune anthère de Gentiane, présente l'aspect d'une cellule méristématique : gros noyau, petites vacuoles, chondriosomes et plastes sous forme de mitochondries, de bâtonnets et de chondriocontes. Parfois, quelques-unes de ces mitochondries apparaissent vésiculisées, comme cela a été déjà signalé chez *Helleborus foetidus* (Fig. 10; 1).

Pendant la maturation des cellules-mères, les plastes commencent à se différencier par leur chromaticité plus grande et leur taille légèrement plus élevée. Ces plastes grossissent, prennent la forme de très gros chondriocontes ou de sphérules à centre clair. Ils sont toujours en très petit nombre (de un à cinq au plus par cellule) et leur produit d'élaboration ou leur rôle est inconnu. (Planche XIX, fig. 30.)

Ils subsistent un certain temps, puis diminuent et se confondent de nouveau avec les autres éléments chondriosomiques ou subsistent à l'état de petits éléments légèrement plus gros que ceux du chondriome « inactif ».

Lorsque le noyau est au stade synapsis, le chondriome toujours finement granuleux, laisse apercevoir des éléments un peu plus gros et plus chromophiles, qu'on retrouve à cet état dans la jeune cellule se séparant de la tétrade. Quand le grain de pollen commence à s'entourer d'une membrane cutinisée, le noyau est placé latéralement, le centre étant occupé par une unique et grosse vacuole. Les chondriocontes se sont régénérés, les plastes sont encore petits et sans produits d'élaboration, les mitochondries granuleuses, éparses dans le cytoplasme, sont nombreuses.

Pendant la maturation du grain de pollen, la vacuole centrale disparaîtra pour être remplacée par plusieurs autres plus petites disséminées dans le cytoplasme, le noyau reprendra sa place au centre de la cellule, les plastes grossiront et produiront de l'amidon,

le chondriome inactif étant à l'état de mitochondries et de rares et courts chondriocontes (fig. 10, 2).

Cet aspect subsistera encore lorsque le noyau se divisera en noyau végétatif et noyau reproducteur, mais les vacuoles seront

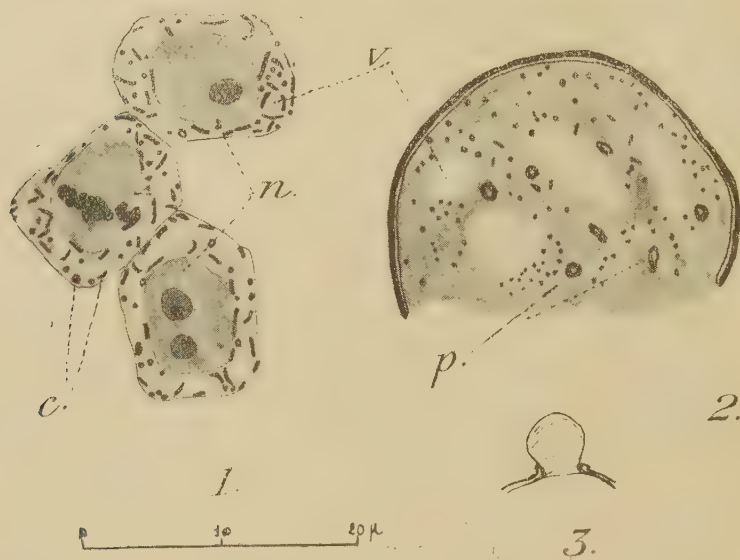


Fig. 10. — *Gentiana cruciata*.

1. Jeunes cellules primordiales et cellule nourricière (la cellule supérieure);
2. Grain de pollen mûr; 3. Pore d'un grain de pollen avec boule mucilagineuse; n, noyaux; v, vacuoles; c, chondriome; p, plastes.

devenues plus nombreuses et les chondriosomes ordinaires seront à l'état de mitochondries et de bâtonnets.

Lorsque le grain de pollen a atteint sa taille définitive, on voit, au niveau de chaque pore, se former une sorte de goutte de sécrétion, présentant au microscope une série de stries concentriques, et ne prenant pas l'hématoxyline ferrique (fig. 10, 3). Ces sphères grossissent, à la façon d'une goutte se formant au bout d'une pipette par exemple, et lorsque leur poids est devenu supérieur à leur tension superficielle, elles tombent dans la loge pollinique où on les y retrouve dispersées entre les éléments du periplasmodium.

Il n'est pas rare de voir plusieurs gouttes se former à la fois sur différents points d'un même grain de pollen ; tous les pores doivent donc en sécréter. Du reste, on retrouve ces sphères en grand nombre dans la cavité pollinique.

Certaines réactions ont été tentées, et en particulier celles des mucilages, pour essayer de déterminer leur nature chimique.

Le bleu de méthylène, recommandé par MANGIN, a été essayé en premier lieu. On sait qu'il donne une coloration bleue du protoplasme et de la lignine et bleue violacée des mucilages. L'acide acétique dilué décolore ces derniers alors que protoplasme et lignine demeurent colorés. Les gouttes excrétées prenaient une teinte bleu pervenche et se décoloraient par l'acide acétique alors que les autres éléments gardaient leur coloration.

Le rouge de ruthenium donna une teinte rose vif nettement caractéristique.

Une solution aqueuse de rouge neutre et de vert Poirrier fournit une double coloration (verte pour les éléments protoplasmiques, rouge pour les gouttes excrétées), particulièrement jolie sur les anthères conservées à l'eau légèrement formolée.

Avec le rouge neutre en solution alcoolique (formule de Lutz) je n'obtins qu'une coloration rouge disparaissant assez rapidement dans l'eau.

L'hématoxyline de DELAFIELD donna une teinte rose violacée très caractéristique, le bleu coton C 4 B une coloration bleutée.

La réaction à l'orcine chlorhydrique fut très faiblement positive : les boules se coloraient en rose dans un bain peu prolongé.

Le mélange de sulfate de cuivre et de potasse ne donna aucune coloration.

Des résultats obtenus on peut conclure que la substance sécrétée par les pores des grains de pollen est sous un état mucilagineux. Les réactions données par MOLISCH (orcine chlorhydrique, sulfate de cuivre et potasse), concernant les pentosanes, peuvent être négatives sans entacher d'erreurs les résultats obtenus par les colorants ; on sait, en effet, que les mucilages ne répondent pas à une famille chimique bien définie (les mucilages pouvant être callosiques, pectiques, cellulosiques et passer même d'un état à l'autre), mais plutôt à un certain état physique.

La provenance de ces boules à l'état mucilagineux s'explique si on se souvient qu'en 1889, MANGIN a montré que l'intine est constituée en grande partie par des composés pectiques surtout abondants au niveau des pores, la cellulose ne formant qu'un « mince liseré occupant la face interne de la membrane ». Il signale, du reste, un gonflement dans l'eau de ces substances et la formation d'une sorte de mucilage qui provoque la dissociation de l'exine, mais il ne signale, ni ne représente, une véritable exsudation se détachant du grain de pollen. Généralement, au moment de la formation du tube pollinique, on voit, précédant le cytoplasme, une petite masse de composés pectiques qui coiffe le tube pollinique (les deux figures données par WARMING, dans son *Lehrbuch der allgemeine Botanik* (1907), sont particulièrement démonstratives à ce sujet), mais ce n'est pas le cas du phénomène décrit ici, car cette sécrétion se produit alors que le grain de pollen n'a encore qu'un noyau et semble, au contraire, être moins active, sinon cesser plus tard.

MANGIN, qui a étudié la formation de la membrane chez les Gentianes, ne signale pas cette sécrétion. Je ne crois pas qu'on puisse cependant attribuer ce phénomène à une simple hydratation des composés pectiques de l'intine, causée par l'eau des fixateurs, car les coupes examinées présentent tous les termes de passage : petit ménisque, sphère se détachant, boules libres dans la cavité pollinique, boules se déformant et s'unissant aux autres pour donner une masse homogène envahissant la loge. Or, si ces faits étaient dus à un simple phénomène physique d'hydratation, tous les composés pectiques devraient se trouver transformés uniformément en une couche mucilagineuse, l'hydratation ayant le temps d'être complète, les anthères demeurant un minimum de douze jours dans les divers liquides fixateurs.

Signalons, pour terminer, que les mêmes phénomènes se retrouvent dans le *Gentiana procumbens*.

VINCETOXICUM OFFICINALE MÆNCH.

Par sa complexité morphologique, la fleur des Asclépiadacées a souvent retenu l'attention des chercheurs. C'est CORRY qui, en 1884, étudia pour la première fois, d'une façon détaillée, l'organo-

graphie de ces fleurs. CHAUVEAUD, en 1892, compléta cette étude sur le Domppte-venin et on trouve, à présent, dans les traités classiques (KNUTH, BAILLON, etc.), des détails complets et précis sur la formation des différents organes floraux des plantes de cette famille si particulière. CHAUVEAUD étudia en plus la sporogène, ainsi que JUEL qui, en 1900, ne signala qu'une mitose réductrice dans l'*Asclépias*.

STRASBURGER, en 1901, fit des recherches très complètes sur la sporogénèse d'*Asclepias*, SEEFELDNER, en 1912, signala que les cellules des pollinies ont trois noyaux, FINN, en 1926, décrivit les cellules génératrices dans les grains de pollen de *Vincetoxicum nigrum* et de *Vincetoxicum officinale*.

La seule étude cytologique sur la sporogénèse dans cette intéressante famille est due à GUIGNARD qui, en 1922, signala dans les tubes polliniques de l'*Asclepias cornuti* des corps en croissant de nature protéique provenant de la dislocation des gros plastes existant pendant la maturation des grains de pollen. Il signalait ces plastes dans tout le genre *Asclepias* et aussi dans le *Gomphocarpus*, etc. Il en remarquait l'absence, au contraire, chez les *Vincetoxicum*.

On sait que toutes les Asclépiadacées, sauf la tribu des *Périplocées*, ont leurs grains de pollen réunis en une pollinie entourée d'une membrane jaune-brun.

Une très jeune anthère de *Vincetoxicum officinale* présente, en coupe transversale, trois ou quatre cellules-mères disposées côte à côte et entourées de leur assise nourricière. Ces jeunes cellules-mères ont une forme parallépipédique avec un gros noyau central et une vacuole à leurs deux extrémités. Le cytoplasme contient de nombreuses mitochondries et de courts chondriocotes.

Pendant la maturation des cellules-mères, les chondriocotes manifestent une tendance à s'allonger; les vacuoles, qui demeurent localisées aux deux extrémités de la cellule, se fragmentent en éléments plus petits, si bien que, peu avant les mitoses réductionnelles, elles sont nombreuses et dispersées sans ordre dans le cytoplasme. A ce moment, le chondriome est à l'état de beaux chondriocotes et de mitochondries et ses éléments sont plus nombreux autour des noyaux. Les membranes cellulaires sont devenues invisibles après les fixations mitochondriales.

Aucun changement ne se produit pendant le stade synapsis sauf pour le chondriome dont les plastes, sous forme de chondriocotes et mitochondries commencent à grossir. On retrouve le même aspect lorsque les quatre noyaux-fils sont formés, mais on assiste alors à l'évolution rapide des jeunes plastes. Les uns grossissent sous forme de massue, de têtard, dont la partie renflée présente bientôt un centre clair ayant l'apparence d'une vésicule, puis se transforment en une masse mûriforme, les autres s'allongent, s'épaississent, se courbent en S ou en U et la partie comprise dans leur concavité apparaît, dans les préparations

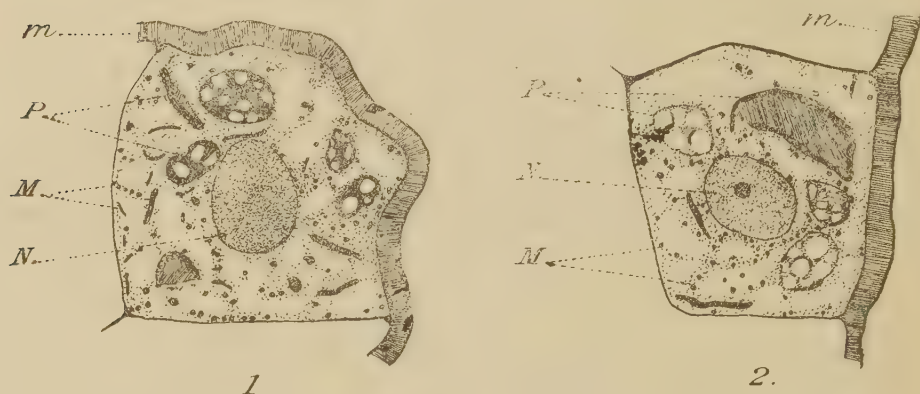


Fig. 11. — *Vincetoxicum officinale*.

1. Jeune grain de pollen avec plastes. 2. Jeune grain de pollen avec plastes commençant à disparaître ; *p*, plastes ; *m*, mitochondries ; *n*, noyau ; *m*, membrane, non encore subérifiée, de la pollinie (sublimé-formol).

colorées à l'hématoxyline ferrique, d'un gris nacré (Fig. 11, 1).

Lorsque cette différenciation est achevée, les grains de pollen, qui ont grossi, contiennent, en plus des deux types de plastes décrits plus haut, un grand nombre de mitochondries et de petites vacuoles, ainsi qu'un gros noyau.

Les réactions à l'iodo-iodure de potassium et à l'acide osmique n'ont jamais indiqué d'amidon ni de graisse dans ces éléments qui doivent donc être considérés comme des protéoplastes. Ils offrent, du reste, une grande analogie avec ceux décrits par GUILLIERMOND dans le sac embryonnaire des Liliacées.

Pendant la maturation des grains de pollen, on voit peu à peu ces plastes perdre leur chromatocité, d'abord en certains points, puis complètement et enfin s'estomper pour ne plus se distinguer, bientôt, du reste du cytoplasme (fig. 11, 2). A ce moment, les vacuoles sont devenues beaucoup plus grosses, la membrane entourant la pollinie a déjà sa coloration jaune-brun définitive. Le chondriome est constitué par des mitochondries, de courts et rares chondriocontes et de petits plastes ovoïdes.

Plus tard, lorsque la cellule pollinique définitive contiendra ses trois noyaux, un végétatif et deux générateurs, les chondriocontes seront en beaucoup plus grand nombre.

La production grasseuse est, chez cette plante, particulièrement importante. Dans les très jeunes cellules-mères alignées en file, les grains osmioréducteurs sont petits et peu nombreux. Ils augmentent pendant la maturation de ces cellules et, au stade synapsis, ils sont déjà en grand nombre. Ils atteignent leur plus grand développement lorsque les jeunes grains de pollen sont formés. A ce moment, la coupe d'une anthère, fixée au Meves et examinée à un petit grossissement, laisse apercevoir des cavités polliniques de couleur marron très foncé, tant les granules lipoïdes osmioréducteurs sont nombreux.

Ajoutons que ces grains lipoïdes ne naissent pas aux dépens d'éléments du chondriome.

GUIGNARD a signalé la présence de protéoplastes chez de nombreuses Asclépiadacées, mais il leur attribue des caractères sensiblement différents de ceux qui ont été décrits ici chez *Vincetoxicum officinale*. Il est intéressant de noter, en plus, qu'il avait indiqué l'absence de ces formations dans cette plante. Sans doute les protéoplastes présentent-ils, dans la famille des Asclépiadacées, des comportements très différents suivant les genres. J'ai du reste constaté, comme GUIGNARD, que les protéoplastes de l'*Asclepias cornuti* sont altérés par le liquide de Regaud. C'est même cette particularité qui m'a empêché d'étudier la sporogénèse, dans cette dernière espèce, dont je ne possédais que des exemplaires fixés par ce liquide. Peut-être ceux du *Vincetoxicum officinale* ne sont-ils pas conservés par les fixateurs employés par GUIGNARD, qui étaient à base d'acide acétique.

Il est intéressant, en outre, de signaler l'analogie absolument frappante qui existe entre les protéoplastes décrits plus haut et les lépidosomes remarqués par PARAT dans la spermatogenèse de l'*Helix pomatia* et surtout à ceux observés par RADU dans le canal déférent de l'*Armadillidium vulgare*.

La coloration de VOLKONSKY qui teint les lépidosomes des spermatocytes de l'*Helix* en rouge avec un centre jaune, tentée sur les protéoplastes des *Vincetoxicum officinale*, n'a donné qu'une coloration rouge uniforme ; mais cette technique, faite pour les tissus animaux, ne réussit jamais aussi bien sur les tissus végétaux, comme j'ai pu le constater très souvent au cours de ces recherches.

Quoi qu'il en soit, cette analogie semble curieuse : et peut-être doit-on se demander s'il ne conviendra pas d'assimiler les lépidosomes de PARAT à des protéoplastes.

Nous venons de voir que la pollinie du Dompte-venin est entourée complètement par une membrane jaune brun.

Celle-ci a donné lieu à différentes études. Elle était déjà mentionnée dans les mémoires de BRONGNIARD et SCHLEIDEN.

CORRY (1884) et MANGIN (1889) la considèrent comme une cuticule, WILLE en 1886 comme une exine commune à tous les grains de pollen ; en 1892, CHAUVEAUD la croit revêtue d'une substance cireuse sécrétée par les cellules nourricières, STRASBURGER (1901) partage l'opinion de WILLE, tandis que DOP (1903) partage celle de CHAUVEAUD. Ce dernier traite l'enveloppe de la pollinie par le Soudan III et constate qu'elle prend une coloration jaune. Il signale que ce colorant est le réactif du suber et, d'une façon plus générale, des acides gras et il en conclut que l'enveloppe de la pollinie est une substance formée par des acides gras ou des éthers d'acide gras et « en dernière analyse comparable à une cire ». Mais il n'indique pas ce qui le fait opter pour la substance cireuse contre la substance subérifiée.

Ces divergences d'opinion, ainsi que le comportement si particulier de l'assise nourricière, m'ont conduit à rechercher quelle pouvait être la nature de cette enveloppe pollinique.

Une pollinie entière, conservée dans l'eau formolée, lavée, puis traitée par l'alcool, le xylol, le chloroforme, l'éther, a montré une enveloppe qui ne paraissait pas modifiée par ces différents dissolvants des cires.

La coloration au Soudan III, tentée directement, ou après passages successifs à la potasse et l'eau de Javel, a toujours été très nettement positive. (Des grains de pollen d'*Helleborus foetidus* traités parallèlement n'ont jamais décelé de coloration de leur membrane).

La teinture d'*Alkanna tinctoria* (Orcanette) a donné, de même, une coloration positive, soit directement, soit après traitement à la potasse et à l'eau de Javel. (Cette réaction était négative pour la membrane du pollen d'Hellébore).

La membrane traitée par une solution de potasse normale à froid prend une coloration ocre très accusée. Traitée par une solution de potasse très concentrée, et maintenue à l'ébullition, elle devient jaune ocre encore plus foncé, mais ne présente pas les cristaux de phellonate de potassium caractéristiques. On voit cependant, à certains endroits, des parties plus épaisses : mais ce n'est pas très net.

Il ressort de ces différentes réactions que la membrane de la pollinie du *Vincetoxicum officinale* est subérifiée et ne possède donc pas la nature chimique d'une exine ordinaire, analogue à celle des grains de pollen des autres familles, puisque la spore d'*Helleborus foetidus*, étudiée parallèlement, s'est comportée différemment vis-à-vis des différents réactifs. Précisons qu'au point de vue morphologique, elle paraît bien être formée par la couche la plus externe des cellules polliniques.

DIGITALIS LUTEA LINN ET D. PURPUREA LINN

La sporogenèse de *Digitalis purpurea* a été étudiée par R. THOMAS en 1931. Il signale des grains et des bâtonnets courts avant le synapsis, une phase granuleuse pendant la méiose, puis des chondriocontes dans le jeune grain de pollen, et enfin des amyloplastés, des grains, des bâtonnets et des inclusions graisseuses dans le pollen mûr.

La description de la sporogenèse, d'après mes recherches se rapportera à *Digitalis lutea* ; les quelques différences présentées par *Digitalis purpurea* seront signalées au passage.

Une cellule primordiale de *Digitalis lutea* présente une forme polyédrique et contient un gros noyau, de petites vacuoles et un

chondriome assez épais, analogue à celui d'un méristème, comprenant des mitochondries, de beaux chondriocotes et des bâtonnets. Lorsque les cellules-mères sont formées, le chondriome est composé des mêmes éléments, mais moins épais.

Il subsiste sans changements pendant la plus grande partie

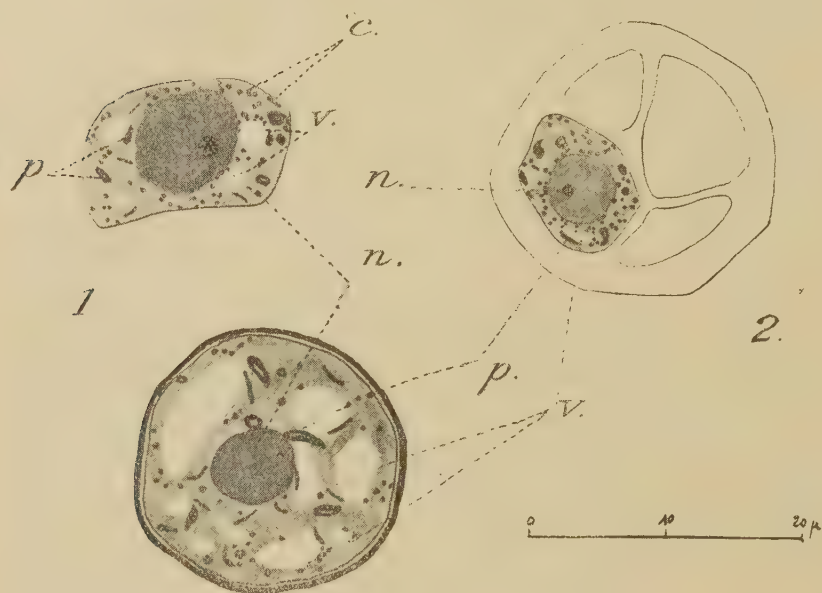


Fig. 12. — *Digitalis lutea* et *D. purpurea*.

1. Cellule-mère de *Digitalis lutea* ; 2. Cellule d'une tétrade de *Digitalis purpurea* ; 3. Grain de pollen de *Digitalis luteo-purpurea* ; n, noyaux ; v, vacuoles ; c, chondriome ; p, amyloplastes.

de la maturation des cellules-mères, mais lorsque celles-ci ont atteint leur taille définitive, il tend à l'état granuleux. Dans *Digitalis purpurea* à cet âge, les grains mitochondriaux sont beaucoup plus fins.

Peu avant les mitoses réductrices, les plastes se différencient, par leur taille légèrement plus grosse, et leur chromaticité plus grande, du reste du chondriome finement granuleux (fig. 12, 1). Ils demeurent à cet état, chez *Digitalis purpurea*, pendant les mitoses

réductrices, puis évoluent, lorsque les quatre noyaux-fils sont individualisés, en amyloplastés. L'amidon peut être coloré par l'iode dans ces plastés amylofères, alors que les quatre cellules de la tétrade ne sont pas encore séparées.

Les phénomènes sont un peu différents chez *Digitalis lutea*. Dans les cellules-mères, peu avant les mitoses réductionnelles, on voit, chez cette dernière plante, quelques petits plastés s'épaissir en forme d'épais chondriocotes, se transformer en petits corps polyédriques paraissant parfois vésiculisés, ressemblant aux protéoplastés que nous avons déjà rencontrés dans les cellules-mères de *Gentiana cruciata*. L'iodo-iodure de potassium nous permet, en effet, d'affirmer qu'ils n'élaborent pas d'amidon.

Pendant les mitoses réductrices, le chondriome devient plus fin, les protéoplastés du stade précédent ont disparu ou sont revenus à l'état de mitochondries, ou de tout petits plastés; dans les cellules non encore séparées de la tétrade, le chondriome est à l'état de grains et de courts chondriocotes dont certains sont renflés en forme de têtard. (Fig. 12, 2). On ne constate toujours pas l'élaboration d'amidon qui semble ici se produire plus tardivement que chez *Digitalis purpurea*. Les grains de pollen, chez ces deux espèces, contiennent des mitochondries, des chondriocotes et des amyloplastés (fig. 12, n° 3).

SENECIO VULGARIS LINN

La cellule initiale de l'assise pollinique est une cellule polyédrique avec un gros noyau occupant toute la partie médiane de la cellule et quelques vacuoles situées aux deux extrémités. Le chondriome est formé d'un mélange de grains, de bâtonnets, et de quelques chondriocotes. Pendant la multiplication des cellules primordiales, il garde à peu près le même aspect, mais les chondriocotes deviennent plus nombreux. Les vacuoles sont éparses dans le cytoplasme. (Planche XIX, n° 33.)

Puis les éléments du chondriome deviennent moins épais, les chondriocotes manifestent une tendance à se raccourcir, et, lorsque les cellules-mères ont atteint leur taille définitive, elles ne contiennent plus que des mitochondries qui sont tassées en beaucoup plus grand nombre autour de la membrane nucléaire. (Planche XIX, n° 34.)

Dans une note publiée précédemment, j'avais signalé, à ce moment, des précipités vacuolaires polarisés, plus ou moins gros, présentant, dans certains cas, l'aspect d'un cristalloïde de protéine. Ayant, depuis, rencontré dans d'autres plantes des protéoplastes à ce stade, je me demande si ces corps doivent bien être interprétés comme des précipités vacuolaires, la cavité de ces vacuoles n'étant jamais très nette, et, dans certaines cellules, ces soi-disant précipités vacuolaires étant de toutes les tailles et pouvant être aussi bien considérés comme de jeunes plastes.

Lorsque le noyau des cellules-mères entre en stade synapsis, les vacuoles sont disséminées dans le cytoplasme, au milieu des mitochondries granuleuses, des petits et rares bâtonnets et de quelques grains légèrement plus gros et plus chromophiles et qui sont très certainement de jeunes plastes (Planche XIX, n° 35.)

Le chondriome se retrouve avec le même aspect pendant la métaphase et il est à ce moment uniformément répandu dans le cytoplasme et non aggloméré sous forme de manteau. (Planche XIX, n° 36.) Pendant l'interphase qui sépare les deux divisions réductrices, les plastes paraissent avoir légèrement grossi. Ils sont sphériques ou ovoïdes, avec un centre plus clair donnant l'impression d'une cavulation. Les mitochondries inactives sont répandues sous forme de grains dans tout l'espace libre, mais paraissent en plus grand nombre autour des deux noyaux-fils.

Une télophase homéotypique montre toujours quelques petits plastes, mais le chondriome inactif paraît alors plus dense à l'endroit où se formeront les membranes de séparation des quatre cellules-filles. (Planche XIX, n° 37.)

Dans une tétrade dont les cellules s'individualisent, le chondriome présente le même aspect, les plastes étant, peut-être, un peu plus gros. Il subsiste à cet état jusqu'à la cutinisation des grains de pollen où les plastes atteignent leur taille maxima. Ils sont alors sous forme de petites sphères très chromatiques, bien distinctes des mitochondries et des bâtonnets répartis en grand nombre dans le cytoplasme. Les vacuoles sont assez nombreuses.

L'amidon n'existe jamais dans les plastes des grains de pollen. Il fait, du reste, défaut dans toutes les parties florales du *Senecio*.

Les préparations observées dans l'*Erigeron canadensis* Linn présentaient des figures analogues à celles qui viennent d'être décrites pour le *Senecio vulgaris*.

CHAPITRE III

DISCUSSIONS ET CONCLUSIONS

On voit, par l'exposé de nos recherches, fait au chapitre précédent, que les éléments cytoplasmiques, pendant la sporogenèse de toutes les plantes vasculaires, exception faite des Lycopodiniées et des Sélaginellées), subissent une évolution analogue.

Cette évolution va être résumée séparément pour chaque élément, et confrontée avec les opinions des différents auteurs s'étant occupé de cette intéressante question.

Evolution du chondriome pendant la sporogenèse des plantes vasculaires.

Le chondriome des jeunes cellules primordiales est formé de mitochondries et de chondriocotes courts ; tous ces chondriosomes étant assez épais. Il subsiste à cet état pendant toutes les divisions qui précèdent les mitoses de réduction, ses éléments étant en plus ou moins grand nombre suivant, probablement, que la multiplication des cellules est plus ou moins rapide.

Pendant la maturation des cellules-mères, les chondriosomes deviennent plus fins et plus nombreux, les chondriocotes étant largement représentés par de beaux éléments longs et flexueux.

Peu avant les mitoses réductrices, le chondriome manifeste une tendance à la forme granulaire, soit que les chondriocotes deviennent plus courts, soit qu'ils se scindent en chapelets de grains appelés chondriomites.

A ce moment, on voit dans certaines espèces : *Todea barbara*, *Gentiana cruciata*, *Digitalis lutea*, et, peut-être, *Senecio vulgaris* se différencier certains éléments chondriosomiques qui deviennent plus chromatiques et grossissent ; ces éléments, qui représentent

les plastes ne pouvaient être distingués, dans les stades antérieurs, des autres chondriosomes, ont souvent l'aspect de petites masses polyédriques dont le centre est plus clair. Ces plastes qui n'élaborent ni graisses, ni amidon, et qui peuvent donc, par conséquent, être interprétés comme des protéoplastes, disparaissent au début ou au cours des mitoses réductrices.

Lorsque le noyau entre en synapsis, le chondriome est presque entièrement granuleux. Dans les espèces où on trouve encore des chondriocotes, ceux-ci sont toujours courts et beaucoup moins nombreux.

Pendant les mitoses réductrices, le chondriome conserve sensiblement la même forme. Il achève de devenir granuleux dans les espèces où il ne l'était pas au stade précédent, et demeure à cet état dans les espèces où il l'était déjà. Il contient, en plus, dans beaucoup de cas, de petits bâtonnets. Il paraît manifester une tendance à l'agglomération et se fixe du reste toujours très difficilement. Le cytoplasme est généralement beaucoup plus chromophile à ce stade. Dans les phases de repos nucléaires (diades des Monocotylédones, intercinèse des Dicotylédones), la tendance à l'agglomération du chondriome et la chromophilie du cytoplasme s'atténuent.

Lorsque les quatre cellules-filles sont individualisées à l'intérieur de la membrane de la cellule-mère, les bâtonnets s'allongent pour régénérer les chondriocotes. Puis les plastes commencent à élaborer des produits de réserve:

Ces plastes étaient déjà reconnaissables sous forme de mitochondries légèrement plus grosses et plus chromatiques depuis un certain temps. Etudions, par exemple le *Ginkgo biloba*. Lorsque les cellules-mères de cette plante sont libres dans la cavité pollinique, on voit certains de ses éléments chondriosomiques se distinguer nettement des autres par les caractères décrits ci-dessus, et présenter bientôt, dans leur cavité, un petit grain d'amidon colorable en jaune brun par l'iodo-iodure de potassium. On retrouve ces petits amyloplastes pendant les deux mitoses de réduction. Pendant les tétrades et la maturation des grains de pollen, le grain d'amidon qu'ils renferment grossit beaucoup. Dans d'autres espèces, *Equisetum arvense*, *Digitalis purpurea*, *Lilium candidum* (d'après GUILLIERMOND), on retrouve les mêmes petits plastes dans les cellules-mères âgées, mais ils ne présentent encore aucun produit d'éla-

boration. Ces plastas n'élaboreront de l'amidon ou des protéides que lorsque les tétrades seront individualisées.

La différenciation des jeunes plastas peut avoir lieu plus tardivement pendant la prophase hétérotypique ou les stades ultérieurs des mitoses réductrices. C'est le cas chez *Todea barbara*, *Gentiana cruciata*, *Vincetoxicum officinale*, *Senecio vulgaris*, ou même encore, pendant le stade des tétrades, comme chez *Allium nutans*, *Helleborus foetidus*, *Digitalis lutea*.

Dans la spore en maturation, on trouve des chondriocontes, des bâtonnets et des plastas, qui peuvent être, soit des amyloplastas, soit des « protéoplastas ».

Lorsque la spore est mûre, le chondriome manifeste de nouveau une tendance à la forme granulaire. On retrouve ces grains, mélangés à de petits plastas, dans la cellule génératrice.

Remarquons que, chez le *Senecio vulgaris*, l'évolution du chondriome paraît simplifiée. En effet, celui-ci prend une forme uniquement granuleuse dans les cellules-mères âgées et les chondriocontes ne sont jamais reconstitués pendant la maturation des spores. Cette simplification et cette accélération de l'évolution du chondriome dans une plante qui appartient à la famille des Composées est intéressante à mettre en relation avec la grande différenciation de cette famille, une des plus évoluée parmi toutes les Dicotylédones.

On peut, du reste, se rendre compte de l'évolution comparative des chondriosomes pendant la sporogenèse chez les différentes plantes étudiées dans ce travail, par le tableau qui la résume à la fin de ce chapitre. Ce tableau, comme tous ceux de ce genre, présente le désavantage de faire entrer dans un cadre fixe un phénomène qui est essentiellement continu ; mais il permet, en très peu de temps, de se rendre compte des différents états du chondriome au cours de la sporogenèse, si l'on a toujours présent à l'esprit, pendant qu'on le consulte, qu'il ne représente que la moyenne des différentes figures observées pour chacun de ces états

On a signalé au chapitre précédent, dans la description de certaines plantes, quelques mitochondries vésiculeuses, soit au stade des cellules primordiales, soit au stade des cellules-mères. On a vu que WAGNER en décrit un beaucoup plus grand nombre aux stades

correspondants dans les plantes étudiées par lui et qu'il les considère comme « un état embryonnaire des plastides », tout au moins chez l'*Helleborus foetidus*. Je n'ai pas constaté de faits analogues dans mes préparations. J'ai bien aperçu quelques mitochondries creusées d'une vésicule, mais elles étaient en très petit nombre, une ou deux par cellules, et disparaissaient dans les stades ultérieurs avant l'apparition des plastides. De ces faits, on peut conclure que ces formations ne peuvent être, en aucun cas, dans les plantes étudiées dans ce travail, considérées comme des « embryons de plastides » mais qu'elles peuvent être interprétées comme des formes normales accidentelles de quelques mitochondries ou comme résultant d'une vésiculation produite par les fixateurs.

Pendant la maturation des cellules-mères, j'ai bien observé une augmentation appréciable du nombre des chondriosomes, comme tous les auteurs qui m'ont précédé dans cette étude : WAGNER, GUILLIERMOND, EMBERGER, LEWITSKY, KRJATCHENKO-DOUZE ; mais j'ai vu cette augmentation se produire aux dépens des éléments du chondriome déjà présents.

WAGNER, au contraire, prétend que les nouveaux chondriosomes se forment « *de novo* » dans le cytoplasme. Il est particulièrement catégorique puisqu'il s'exprime en ces termes : « Pendant le développement suivant des cellules-mères des Angiospermes, dans le cytoplasme parfaitement clair et homogène d'abord, apparaissent de nombreux et menus granules ou de longs filaments chondriosomiques se colorant faiblement, par l'hématoxyline ferrique. Ce phénomène a été observé par moi chez toutes les plantes sans exception » (page 43, 1927).

THOMAS, en 1931, recherche dans ses préparations une « preuve décisive » en faveur de l'opinion de WAGNER et ne peut pas la trouver. Il conclut cependant que cette formation « *de novo* » des chondriosomes dans le cytoplasme est très admissible, sans donner les arguments qui l'incitent à avoir cette opinion.

J'ai bien trouvé, dans certaines de mes préparations, de petits granules menus et nombreux ; mais ce sont là des figures de coagulation du cytoplasme, qui se retrouvent dans toutes les cellules fixées et n'ont rien de commun avec les chondriosomes.

A mon avis, les granulations observées par WAGNER sont dues, comme dans mes préparations, à des figures de coagulation du

cytoplasme, plus ou moins brutalement précipité par les agents fixateurs. C'est pourquoi il me semble que les preuves de WAGNER ne sont pas du tout démonstratives (1).

WAGNER, dans ses recherches sur la sporogenèse des Angiospermes parle de deux lignées de plastes ; mais je ne crois pas qu'il ait constaté la formation de protéoplastes analogues à ceux que j'ai décrits dans les espèces citées plus haut. En effet, chez *Helleborus foetidus*, il signale la formation de cette première génération de plastes sous forme de mitochondries vésiculeuses. Or, nous avons vu que ces formations n'ont pas été retrouvées dans les échantillons que j'ai étudiés. De plus, sur ses planches, les plastes qu'il a figurés à cet âge ressemblent toujours à de petites vésicules, sont en très grand nombre, et paraissent provenir d'une altération du chondriome par les fixateurs.

On a vu plus haut que le chondriome passe toujours par une phase granuleuse. Tous les auteurs sont d'accord sur ce point et BOWEN, récemment, signalait, lui aussi, ce fait. Cette phase est plus ou moins précoce, et donc plus ou moins longue, car elle subsiste, au moins, jusqu'à la constitution de quatre cellules-filles dans la cellule-mère primitive. Cependant, DEVISÉ, pendant les caryocinèses du *Larix europæa*, n'a pas représenté cette phase granuleuse, bien que, sur certaines de ses figures, on voie la formation de nombreux chondriomites.

GUILLIERMOND a signalé, chez *Lilium candidum*, une double phase granulaire au cours de la mitose.

Très souvent, surtout chez les Monocotylédones et les Gymnospermes, il subsiste à côté des mitochondries en forme de grains, de courts chondriocentes sous forme de bâtonnets plus ou moins nombreux.

Pendant les mitoses réductionnelles, le chondriome manifeste une tendance à s'agglomérer autour des figures de division.

Déjà en 1843, HOFMEISTER, dans la sporogenèse d'un Pin,

(1) L'individualité des plastes ne peut plus être mise en cause actuellement. On sait, en effet, que si la preuve de cette individualité ne peut être fournie par l'étude des Phanérogames, elle est démontrée par celle de certains Végétaux chlorophylliens plus inférieurs, notamment dans les Sélaginelles où dans les tissus embryonnaires, on retrouve dans toutes les cellules, un seul plaste se distinguant des chondriosomes par sa taille légèrement supérieure (EMBERGER).

signalait, en effet, une ceinture de petits grains d'amidon autour de la figure caryocinétique, ce qui prouve qu'il devait y avoir accumulation d'amyloplastes à cet endroit. On retrouve la description de « manchons » feutrés ou la représentation de manchons plus ou moins fibrillaires dans les travaux de BELATCHEFF (1894), de FITTING sur l'*Isoetes* (1900), dans ceux de YAMANOUCHI sur le *Nephrodium* (1908). LEWITSKY dans les mitoses réductrices de l'*Asparagus officinalis* décrit un manteau mitochondrial. De même NICOLosi-RONCATI pendant la méiose dans les cellules-mères d'*Hel-leborus foetidus*. Citons encore SUESSENGUTH en 1921 et René DEVISÉ en 1922. LEWITSKY l'étudie d'une façon détaillée en 1925 en cours de ses recherches sur la sporogénèse de l'*Equisetum palustre*. Il la considère comme formant un corps particulier constitué par un « stroma » spécial contenant de petites vacuoles autour desquelles les mitochondries ont des tendances à se disposer et qu'il rapproche des plastes des Algues, notamment, du chromatophore de la Spirogyre et des Diatomées, en se basant sur les travaux de MANGENOT et de GUILLIERMOND.

LEWITSKY observe post-vitalement cette plaque mitochondriale dans les cellules-mères contenant déjà deux noyaux. Elle est alors légèrement colorée en vert. En appuyant sur la lamelle, il la fait sortir de la cellule et constate qu'elle est élastique.

Examinée après fixation, il signale que la plaque mitochondriale est si dense qu'il se voit obligé de la représenter schématiquement.

Au contraire, GUILLIERMOND, en 1920, ne constate aucune localisation du chondriome pendant les mitoses réductrices chez *Lilium candidum*. WAGNER, dans son travail de 1927 sur la sporogénèse, reprend l'étude de l'*Asparagus officinalis* et critique l'expression « dichtmantelförmig » employée par LEWITSKY et ajoute : « je l'aurais même désignée comme « très friable ». Mais tout de même, la tendance à s'accumuler autour des figures de division se manifeste chez *Asparagus* assez clairement ». (WAGNER, p. 18). Dans la conclusion de ce même travail, il indique que, chez toutes les Monocotylédones étudiées jusqu'à présent, les chondriosomes restent dispersés dans tout le cytoplasme et, en note, il mentionne : « Quelquefois seulement, on remarque de friables accumulations autour du noyau (*Asparagus*), mais alors les compacts « manteaux chondriosomiques »

et les « plaques chondriosomiques » ne se forment pas. (WAGNER p. 42).

DEVISÉ, en 1922, lorsqu'il signalait la formation d'un manchon mitochondrial ajoutait : « Il faut noter que si rapprochés qu'ils puissent être les uns des autres, les chondriocontes gardent parfaitement leur individualité et, nous pouvons le dire dès maintenant, il en sera ainsi durant toute la sporogenèse ». Sur ses figures, du reste, il représente les chondriosomes rayonnant autour du noyau, tassés en beaucoup plus grande quantité autour de celui-ci, mais existant malgré tout dans tout le cytoplasme.

ROBERT THOMAS dans des recherches cytologiques sur les éléments polliniques chez les Angiospermes signale qu'il n'a « jamais observé avec netteté le manteau mitochondrial ni la plaque mitochondriale signalée par WAGNER et d'autres auteurs (p. 83) ». Il ajoute que ce « n'est pas un argument contre l'existence réelle de ces formations dont l'existence nous paraît incontestable, d'après les travaux de nos devanciers. Il ne nous paraît pas douteux que des préparations plus nombreuses nous auraient permis de retrouver ces images » (p. 83). Cet auteur ne donne malheureusement aucune figure du chondriome pendant les mitoses de réduction.

Des accumulations analogues de chondriosomes en masses compactes, pendant les mitoses de maturation, ont été décrites chez les Animaux par MEVES, DUESBERG et d'autres auteurs.

Dans les plantes qui ont été étudiées au cours de ce travail, un manteau mitochondrial a toujours été visible dans les préparations d'*Equisetum arvense*. Dans l'*Helleborus foetidus*, le chondriome paraissait nettement localisé en plus grande quantité autour des figures mitotiques et le cytoplasme semblait très dense. Mais il était possible, dans beaucoup de préparations, de distinguer chaque élément chondriosomique. Alors que dans d'autres préparations le chondriome était fort difficile à reconnaître, se trouvant englobé dans une masse bien distincte, plus chromatique que le reste, du cytoplasme et creusée d'alvéoles régulières, dans *Todea barbara*, *Ginkgo biloba*, *Allium nutans*, *Euphorbia Sauliana*, *Senecio vulgaris*, au contraire, les éléments du chondriome étaient toujours dispersés sans ordre dans le cytoplasme pendant toutes les mitoses de réduction.

De ces différents cas rencontrés, il me semble qu'on peut

conclure que, chez les Monocotylédones, le manteau mitochondrial n'existe pas. Cet avis est du reste partagé par WAGNER dont l'opinion a été citée précédemment.

Quant aux Ptéridophytes et aux Dicotylédones dont le chondriome se condense de la même façon autour des figures caryocinétiques de réduction (elles présentent toutes deux, du reste, généralement, une quadripartition simultanée), il est difficile de conclure d'une façon définitive, ce qui serait prématuré étant donné le peu d'étendue des recherches qui ont été faites sur ce sujet jusqu'à maintenant, mais il semble, à mon avis, que le manteau mitochondrial ne doive pas être considéré comme un corps particulier, mais qu'il soit le résultat d'une mauvaise fixation.

On s'explique difficilement, en effet, la formation de ce manteau constitué par une accumulation de chondriosomes et de vacuoles, dont l'existence serait essentiellement transitoire puisqu'il se dissoudrait à la fin des divisions réductrices. La comparaison de ce « corps mitochondrial » avec les plastes des Chlorophycées ne me paraît pas convaincante, l'évolution de ces deux organites étant tout à fait différente.

De plus, certains faits expérimentaux semblent bien prouver que les manteaux mitochondriaux sont dus à une mauvaise conservation des constituants cellulaires. Dans certaines loges où toutes les cellules-mères ne sont pas bien fixées, on peut voir des cellules où le chondriome est disséminé et d'autres où il forme un manteau compact. De plus, dans des cellules de méristème où la fixation était défectueuse, j'ai quelquefois obtenu des agglomérations de chondriosomes en petits groupes distincts disséminés dans le cytoplasme.

Enfin la structure du manteau mitochondrial avec ses « alvéoles réguliers » autour desquels sont disposés les mitochondries, me semble être la description d'un cytoplasme mal fixé, car aussi nombreuses que puissent être les vacuoles, elles ne sont jamais disposées d'une façon aussi régulière. Au contraire, on sait que certains anciens auteurs, ne disposant que de techniques insuffisantes, avaient attribué au cytoplasme, après de mauvaises fixations, une structure alvéolaire, c'est-à-dire qu'ils représentaient ce cytoplasme creusé de petits alvéoles réguliers disposés côte à côte, comme les rayons d'une ruche d'abeilles, alvéoles qui étaient

certainement produits par une vésiculisation des chondriosomes.

De plus, les colorations vitales au rouge neutre et au bleu de crésyl pratiquées pendant les mitoses réductrices de l'*Allium* n'ont jamais montré une localisation de l'appareil vacuolaire dans une partie spéciale du cytoplasme.

Les observations vitales faites pendant la maturation des spores chez l'*Equisetum arvense* ont mis en évidence une localisation des chloroplastes autour du noyau, localisation qui a été vérifiée par l'examen des coupes fixées par les méthodes mitochondriales. Peut-être le corps mitochondrial vert pâle aperçu par LEWITSKY au moment où la cellule mère contient déjà deux noyaux-fils correspond-il à quelque chose d'analogue à ce que j'ai observé pendant la maturation des grains de pollen.

Ajoutons que Mme ANNA LUXEMBURG partage mon opinion et interprète, elle aussi, comme résultat d'une mauvaise fixation la condensation des éléments du chondriome autour des noyaux pendant la transformation des cellules-mères en tétrades.

Cependant, la tendance du chondriome à s'agglomérer en un corps compact sous l'influence de la fixation pendant les mitoses de réduction (alors que la fixation de celui-ci pendant les mitoses somatiques ou pré-réductionnelles ne présente aucune difficulté) n'est pas niable et nous indique qu'il doit se produire à ce moment d'importantes modifications, soit dans le chondriome soit dans le cytoplasme et cette dernière hypothèse me paraît plus vraisemblable.

Il faut signaler cependant que les difficultés de fixation n'ont lieu que lorsque la membrane nucléaire a disparu.

WAGNER, à ce sujet, a fait un certain nombre d'hypothèses (Voir WAGNER 1927 p. 45-46.)

Que le chondriome soit en plus grande quantité autour du noyau pendant les divisions réductionnelles, cela me paraît assez normal, bien que je ne l'aie pas constaté dans mes objets. En effet, cette accumulation est très fréquente dans les tissus somatiques aussi bien que germinaux, même autour des noyaux en repos. Elle a souvent été mentionnée, tant sur la cellule animale que sur la cellule végétale. Je l'ai moi-même constatée dans les cellules-mères de certaines plantes et même dans des cellules somatiques. GUILLIERMOND a étudié ce fait en détail en 1914 et suppose qu'il y a

collaboration du noyau et des mitochondries pour l'élaboration de certains produits. Il a signalé, en 1924, des accumulations analogues autour des noyaux dans le sac embryonnaire des Liliacées.

Ces plaques ou manteaux mitochondriaux ont été considérés un moment donné, par les auteurs, comme un processus facilitant la répartition du chondriome entre les cellules filles. WAGNER a prouvé qu'il n'en était rien et a démontré d'une façon très satisfaisante que la distribution de ces éléments se produit sans règle déterminée, au hasard, les chondriocontes pouvant être scindés en deux ou plusieurs parties par un phénomène uniquement mécanique ; nous lui laissons la parole : « Ces observations montrent que les chondriocontes se comportent tout à fait passivement pendant leur division — ce qui dépend évidemment de la formation d'une couche de plasmé condensé qui les déchire mécaniquement ».

D'après les observations faites sur mon matériel, je partage entièrement l'opinion de WAGNER.

On a vu que, pendant la maturation des spores, les chondriosomes représentant les plastes et qui, jusqu'à ce moment, ne se distinguaient pas des autres chondriosomes, deviennent soit des amyloplastés, soit des protéoplastés. Jusqu'à présent, les protéoplastés n'avaient pas été signalés. Il est vrai que ces dernières formations ne doivent pas être très fréquentes. Il apparaît, en effet, par les travaux de mes prédécesseurs, que les amyloplastés existent d'une façon générale chez les Cryptogames vasculaires et les Gymnospermes. Chez les Angiospermes mêmes, ils ont été très souvent décelés. Une plante comme le *Senecio vulgaris*, dont toutes les parties florales sont dépourvues d'amidon, me paraît présenter un métabolisme particulier.

Lorsque la spore renferme deux cellules : la cellule reproductrice et la cellule végétative, le chondriome manifeste une tendance à redevenir granuleux. Dans la cellule génératrice, le chondriome se montre constitué par des mitochondries assez grosses et de petits plastés ronds se distinguant des autres chondriosomes par leurs dimensions légèrement plus élevées.

Signalons, pour terminer, que le comportement du chondriome pendant la sporogénèse des plantes vasculaires paraît aisément compréhensible.

Les chondriosomes et les plastés apparaissent constitués par

des éléments tout à fait semblables pendant toute la période où les tissus sont jeunes et en voie d'active division. A ce moment, ils dépendent tous les éléments nutritifs qui leur sont apportés et il ne se produit aucune accumulation dans les plastes. Lorsque ceux-ci commencent à fonctionner, ils élaborent quelquefois de tout petits et rares grains d'amidon qui paraissent diminuer de nombre pendant les mitoses réductrices. Dans d'autres plantes, leur fonctionnement ne commence que pendant les tétrades, mais dans l'un et l'autre cas, ils élaborent toujours de l'amidon ou des protéïdes qui apparaissent pendant la maturation des spores, au moment justement où la sécrétion des cellules nourricières est très intense. Les substances de réserve qu'ils accumulent seront utilisées lorsque, les assises nourricières ayant disparu, la spore germera pour donner un prothalle.

Evolution du système vacuolaire pendant la sporogénèse de quelques plantes vasculaires.

Les colorations vitales des vacuoles pendant la sporogénèse ont été très rarement tentées. PIERRE DANGEARD, en 1923, colora le pollen mûr de diverses Gymnospermes, *Taxus*, *Cephalotaxus*, *Cupressus*, *Biota* ; il trouva une différence de coloration entre les vacuoles des cellules végétatives et celles des cellules génératrices, les unes étant teintées en rose et les autres en rouge orangé. Il en déduisit que ces dernières devaient être alcalines.

Mme ANNA LUXEMBURG, en 1927, observa les cellules mères et les grains de pollen de Malvacées, mais ne fit aucune coloration vitale.

On a vu que l'étude du système vacuolaire pendant les mitoses réductrices chez *Allium nutans* ne m'a pas permis de résoudre la question d'une participation des vacuoles dans les phénomènes nucléaires. •

D'après mes observations vitales et les préparations obtenues à l'aide des méthodes mitochondriales, on peut résumer l'évolution du système vacuolaire comme il suit : dans les cellules primordiales, les vacuoles sont toutes petites et peu nombreuses. Elles augmentent un peu de nombre et de grosseur pendant la maturation des cellules

	<i>Equisetum arvense</i>	<i>Todea barbara</i>	<i>Ginkgo biloba</i>	<i>Allium nutans</i>
Jeunes cellules primordiales			Mitochondries Rares ch. contes	
Jeunes cellules-mères	Mitochondries Bâtonnets Ch. contes	Mitochondries Bâtonnets Ch. contes	Mitochondries Bâtonnets Ch. contes	Mitochondries Bâtonnets Ch. contes
Cellules-mères âgées	Mitochondries Ch. contes Petits plastes	Mitochondries Bâtonnets Longsch. contes	Mitochondries Bâtonnets Ch. contes Petits amylo- plastes	Mitochondries Bâtonnets Ch. driomites
Cellules-mères en synapsis	Mitochondries Bâtonnets Petits plastes	Mitochondries Bâtonnets Ch. contes	id.	Mitochondries Bâtonnets Ch. contes rares
Mitose hétéro- typique.	Mitochondries	Mitochondries Bâtonnets Petits plastes	Mitochondries Bâtonnets Petits amylo- plastes	Mitochondries Bâtonnets Ch. contes rares et courts
Mitose homéo- typique	Mitochondries Petits plastes	Mitochondries Petits plastes	id.	<i>Diade</i> : Mitochondries Bâtonnets id.
Tétrades	id.	Mitochondries Bâtonnets Amyloplastes	Mitochondries Bâtonnets Ch. contes Amyloplastes.	Mitochondries Bâtonnets Petits plastes.
Jeune spore	Mitochondries Petits amylo- plastes	Mitochondries Bâtonnets Ch. contes. Amyloplastes	id.	Mitochondries Bâtonnets Petits plastes
Spore âgée	Mitochondries Bâtonnets Ch. contes Gros amylo- plastes.	Mitochondries Bâtonnets Ch. contes Gros amylo- plastes.	Mitochondries Bâtonnets Ch. contes Gros amylo- plastes	Mitochondries Bâtonnets Ch. contes Plastes.

pendant la sporogénèse

<i>Helleborus foetidus</i>	<i>Gentiana cruciata</i>	<i>Vincetoxicum officinale</i>	<i>Digitalis luteo purpurea</i>	<i>Senecio vulgaris</i>
Mitochondries Courts ch. contes	Mitochondries Bâtonnets Ch. contes		Mitochondries Bâtonnets Ch. contes	Mitochondries Bâtonnets Ch. contes rares
Mitochondries Bâtonnets Ch. contes	Mitochondries Bâtonnets Ch. contes	Mitochondries Ch. contes courts	id.	Mitochondries Bâtonnets Ch. contes nombreux
id.	Mitochondries Bâtonnets Plastes	Mitochondries Bâtonnets Ch. contes	Mitochondries Bâtonnets Plastes	Mitochondries
Mitochondries Bâtonnets Ch. contes et ch. mites	Mitochondries Plastes	Mitochondries Ch. contes plus courts Petits plastes	Mitochondries Bâtonnets	Mitochondries Petits plastes
Mitochondries Bâtonnets			Mitochondries Bâtonnets	id.
id.				id.
Mitochondries Bâtonnets Petits amylo- plastes	Mitochondries Bâtonnets Petits plastes	Mitochondries Bâtonnets Plastes	Mitochondries Courtschcontes Plastes	Mitochondries Bâtonnets Plastes un peu plus gros.
Mitochondries Bâtonnets Ch. contes Amyloplastes	Mitochondries Ch. contes Plastes	Mitochondries Bâtonnets Gros plastes	Mitochondries Bâtonnets Ch. contes Amyloplastes	Mitochondries Bâtonnets Plastes
Mitochondries Bâtonnets Ch. contes Amyloplastes	Mitochondries Ch. contes courts Amyloplastes	Mitochondries Ch. contes Petits plastes	Mitochondries Bâtonnets Ch. contes Gros amylo- plastes	Mitochondries Bâtonnets Plastes

mères, puis diminuent de volume, mais deviennent encore plus nombreuses pendant les mitoses réductrices, tout en demeurant toujours éparses dans le cytoplasme sans aucune localisation dans une région quelconque. Elles grossissent lorsque la jeune spore est formée et confluent à un moment donné, en une grosse vacuole centrale qui se divise bientôt en vacuoles nombreuses et assez grosses dans lesquelles, chez les Filicinées et les Equisétinées, on peut mettre en évidence des composés phénoliques.

Evolution des grains lipoidiques osmioréducteurs pendant la sporogenèse des plantes vasculaires.

D'après les quelques recherches que nous avons faites à ce sujet et d'après les travaux de nos prédécesseurs on peut se faire l'idée suivante de l'évolution des granulations lipoidiques.

Dans les cellules primordiales, ces granulations sont en très petit nombre. Elles augmentent pendant la maturation des cellules mères pour devenir très nombreuses pendant les mitoses réductrices. Elles subsistent sensiblement à cet état jusqu'à la fin du développement des spores.

Evolution des autres constituants cellulaires pendant la sporogenèse des plantes vasculaires.

Le noyau n'a pas été étudié ici à l'aide de méthodes spéciales, mais suivant les observations faites après traitement par les fixateurs mitochondriaux, on peut dire qu'il a toujours montré une évolution analogue à celle déjà connue : double bipartition simultanée chez les Equisétinées, les Osmundées, les Dicotylédones ; bipartition successive chez les Monocotylédones.

Les fixateurs mitochondriaux ont très souvent permis de mettre en évidence de belles figures de mitoses.

La membrane pollinique n'a pas donné les réactions caractéristiques de la cutine ni de la subérine, tandis que l'enveloppe de la pollinie des Asclépiadacées s'est montrée nettement subérifiée.

TROISIÈME PARTIE

COMPARAISON

ENTRE LES ASSISES NOURRICIÈRE

ET POLLINIQUE

HISTORIQUE

Après avoir étudié l'assise nourricière et l'assise pollinique, il ne reste plus qu'à examiner les rapports qu'elles peuvent présenter entre elles.

Ceux-ci paraissent très étroits. C'est ainsi que MOLLIARD, étudiant les organes reproducteurs du *Petunia hybrida*, a constaté que, très souvent, les ovules se transforment en un massif pollinique. Or, chaque fois que cette transformation a lieu, le massif pollinique qui se différencie s'entoure d'une assise nourricière, alors que les autres assises, mécanique par exemple, n'apparaissent pas.

Certains détails d'ordre cytologique présentent, de plus, dans ces deux assises, une similitude troublante. ROSENBERG en 1899, releva les analogies suivantes.

1° Cellules du tapis et cellules-mères ont leurs noyaux qui se divisent en quatre noyaux petits-fils au cours de la sporogénèse.

2° Lorsque les deux noyaux-fils sont formés dans les cellules du tapis, ils se divisent tous deux simultanément comme les deux noyaux-fils des cellules-mères se divisent pendant la mitose homéotypique.

3° Enfin les phénomènes décrits en 1° et 2° ont lieu simultanément dans les deux assises. Ces faits, constatés par ROSENBERG sur *Drosera rotundifolia* l'amènèrent à supposer que l'assise nour-

ricière serait formée de cellules appartenant primitivement au massif sporogène et qui seraient devenues stériles pour nourrir leurs congénères. Pour vérifier son hypothèse, ROSENBERG, en 1901, entreprend l'étude de la microsporogénèse chez *Zostera marina* et recherche l'origine des cellules du tapis. Il constate que les cellules polliniques, très allongées dans cette espèce, différencient, à une de leurs extrémités, de petites cellules parallélipipédiques qui donneront précisément l'assise nourricière.

D'autres auteurs s'occupent aussi de l'origine du tapis.

Les uns lui attribuent une provenance nettement sporogène. Citons parmi ceux-ci :

WEBB (1902), pour les Spirées, WYLIE (1904), pour l'*Elodea canadensis*, SHATTUCK (1905), pour *Ulmus americana*, SCHREVE (1906), pour *Sarracenia purpurea*, Mlle ANNA STARR (1910), pour *Ginkgo biloba*, GOLINSKI (1913), pour plusieurs Graminées.

D'autres lui attribuent une origine mi-sporogène, mi-pariétale et, parmi ceux-ci, figurent beaucoup d'auteurs ayant étudié le periplasmodium. Citons : CAMPBELL qui, sur le *Zannichelia*, voit une partie des cellules polliniques dégénérer et leurs noyaux, devenus libres, se répandre dans la cavité pollinique entre les cellules-mères, formant un tapis plasmodial, puis constate une évolution analogue sur *Dieffenbachia Seguine* (1897-1900) ; COULTER 1898, qui attribue au tapis des Renonculacées une double origine ; Mlle CALDWELL (1899), décrit pour le *Lemna minor* des faits analogues à ceux trouvés par CAMPBELL sur les Najaïdées et les Aracées (Aroïdées).

D'autres enfin lui attribuent une origine uniquement pariétale. Citons :

STRASBURGER, GUIGNARD, CHAUEAUD (pour le *Vincetoxicum officinale*), Mlle MAY LION, WIEGAND, FRYE qui confirme le travail de CHAUEAUD pour d'autres Asclépiadacées, BURLINGAME, etc.

BONNET, en 1912, est aussi partisan de cette origine du tapis ; GUÉRIN, en 1919, l'admet chez les Labiées, MASCRÉ, en 1921, vérifie les résultats de GOLINSKI et s'aperçoit que, contrairement à ce qu'a décrit ce dernier, l'assise nourricière des Graminées, tout comme celle des Solanacées, a une origine pariétale. Il constate cette même formation chez les Borraginacées en 1922, les Commelinacées en 1925, et les Aracées en 1928 ; THOMAS (1931) sur différentes familles

d'Angiospermes : Liliacées, Renonculacées, Scrofulariacées, Campanulacées, Cucurbitacées, Primulacées, obtient les mêmes résultats que MASCRÉ et GUÉRIN chez les Labiées et les Gentianacées.

Pendant la période 1900-1912, certains auteurs dirigent leur activité vers l'étude des hybrides végétaux. C'est surtout TISCHLER qui observe *Mirabilis Jalapa* $\times$ *M. tubiflora*, *Potentilla Tabernæ montana* $\times$ *P. rubens*, *Bryonia alba* ♀ $\times$ *B. dioica* ♂ et constate des anomalies dans les divisions des cellules-mères, CANNON qui, dans *Gossypium barbadense* $\times$ *G. herbaceum*, ne voit plus apparaître les membranes séparant les quatre cellules de la tétrade lorsque celle-ci se forme, tous phénomènes pouvant se rapprocher de ceux observés dans l'assise nourricière, ce qu'a très bien vu TISCHLER, d'ailleurs. D'autres auteurs étudient les modifications provoquées par les anesthésiques : citons NÉMEC, WOYCICKI, qui rapproche lui aussi les phénomènes observés de ceux se produisant dans les cellules du tapis.

C'est BONNET qui, en 1912, reprit pour la première fois l'hypothèse de ROSENBERG et la discuta d'une façon très intéressante et très complète en se servant des données accumulées par ses prédécesseurs. Il discuta les trois faits donnés par ROSENBERG, prouvant qu'ils n'étaient pas démonstratifs, mais expliqua, en s'appuyant sur les résultats obtenus sur les hybrides végétaux et sur les plantés chloralisées, que certaines particularités de l'assise nourricière, qui la différencient maintenant de l'assise pollinique, se retrouvent chez cette dernière lorsque, sous une influence quelconque, elle devient stérile. Il posa cependant l'objection qu'aucune trace de stade synapsis n'est jamais décelée dans les noyaux des cellules du tapis, mais ajouta que, même si on le rencontrait, cela ne prouverait rien, car celui-ci a déjà été observé dans des tissus végétatifs sous l'influence de narcotiques. Il termine en disant que rien ne permet de conclure dans un sens plutôt que dans l'autre, mais qu'il est plutôt disposé à croire que les cellules nourricières sont réellement des archespores somatisées, le fait étant encore visible dans *Zostera marina* alors qu'il est caché maintenant par l'ordre des cloisonnements chez les autres espèces.

En 1921, dans une étude sur le tapis staminal des Solanacées, MASCRÉ discute de nouveau l'hypothèse de ROSENBERG, mais contrairement à BONNET, prend nettement position contre celle-ci. Il

pense que l'évolution des cellules nourricières est sous la dépendance de conditions physiologiques, car dans plusieurs Solanacées, le tapis interne, qui provient, comme dans les autres familles, de la différenciation des cellules contiguës au massif pollinique, se différencie avant le tapis externe. Or, l'afflux d'éléments nutritifs débouche justement par le faisceau libéro-ligneux du connectif qui est à proximité. Il conclut : « C'est donc que, *seules*, les conditions physiologiques interviennent ». (MASCARÉ, thèse, page 73).

THOMAS, en 1931, ratifie l'opinion de MASCARÉ en se basant sur le travail de GUÉRIN relatif aux Gentianacées, où celui-ci voit les cellules sporogènes plongées dans un tissu stérile.

CONTRIBUTION PERSONNELLE

I. Analogies cytologiques.

En étudiant comparativement l'assise nourricière et les grains de pollen dans différentes familles de Cryptogames vasculaires, de Gymnospermes et d'Angiospermes, certains faits d'ordre cytologique, absolument comparables dans ces deux assises, attirèrent mon attention et me parurent en faveur de l'hypothèse de ROSENBERG.

Dans une jeune anthère, les éléments polliniques et nourriciers sont absolument identiques. Ils forment un massif de cellules embryonnaires, analogues à des cellules de méristème, très nettement distinct, à première vue, des autres tissus staminaux.

Dans ce massif, l'assise de cellules la plus externe se différenciera plus tard en assise nourricière, alors que les cellules internes auront évolué en cellules-mères des grains de pollen. On verra s'effectuer cette différenciation très nettement, chez le *Ginkgo biloba* par exemple, par l'épaississement des chondriosomes des cellules du tapis. Les Euphorbiacées et les Composées ou, du moins, l'*Euphorbia peplus* et le *Senecio vulgaris* semblent faire exception à cette règle : dans de très jeunes anthères, l'assise nourricière est déjà bien reconnaissable ; mais ces deux plantes appartiennent à des familles très évoluées d'Angiospermes, et il se peut qu'ici on ait affaire à une accélération ontogénique.

Le deuxième fait cytologique qui me paraît en faveur de l'hy-

pothèse de ROSENBERG est la similitude d'évolution du chondriome dans les deux assises. Si on compare les deux tableaux représentant cette évolution, d'une part dans le tapis et d'autre part dans les cellules sporogènes, on voit que les chondriosomes, tous deux à l'état d'un mélange de chondriocontes et de grains au début de l'évolution, passent par une plus ou moins longue phase granuleuse, pour donner ultérieurement des plastes (sous forme soit d'amyloplast, soit de protéoplast) et de nouveaux chondriocontes.

Or, si l'on peut arriver à expliquer assez facilement la réduction en grains des chondriosomes pendant les mitoses réductrices, on comprend beaucoup moins celle des cellules du tapis, où les noyaux, à ce moment, sont souvent au repos, et qui doivent fonctionner d'une façon intense. Du reste cette phase granuleuse est toujours très courte. On la comprend, au contraire, très bien si on la considère comme le reste d'une similitude ancestrale.

On pourra, peut-être, objecter alors que l'évolution ultérieure du chondriome actif dans la photosynthèse en volumineux protéoplasts dans l'assise nourricière tandis que ceux des grains de pollen sont toujours plus petits où que ce sont des amyloplast, est contraire à l'hypothèse de ROSENBERG; mais on peut citer le cas similaire du sac embryonnaire des Liliacées où GUILLIERMOND a observé dans certaines parties, une évolution du chondriome actif en énormes protéoplasts, alors qu'autour des noyaux cette évolution est beaucoup moins poussée et que les plastes sont beaucoup plus petits. Or, dans ce dernier cas, tout le protoplasme était indiscutablement d'origine sporogène.

Le troisième fait cytologique paraissant être en faveur de l'hypothèse de ROSENBERG, et qui me semble le plus difficilement explicable autrement, est la formation d'ornementations sur la membrane des cellules de l'assise nourricière. Un peu postérieurement au moment où les grains de pollen s'entourent d'une membrane cutinisée, on voit apparaître, sur la surface des cellules du tapis, dans des familles les plus diverses de Phanérogames, de petites ponctuations qui grossissent pour donner, soit des espèces d'écailles incurvées, soit de petits polyèdres disposés côte à côte. Ces formations sont des modifications de la membrane et présentent *exactement* les réactions de l'enveloppe des grains de pollen. Ce phénomène, se produisant sur des cellules qui sont destinées à dis-

paraître rapidement, apparaît pour le moins troublant : et il est très tentant de l'expliquer par une identité d'origine entre les deux assises, nourricière et pollinique.

II. *Etude d'hybrides stériles.*

Si ces faits m'apparaissent comme tout à fait favorables à la théorie de ROSENBERG, ils n'ont pas malgré tout la valeur d'une démonstration expérimentale. C'est pourquoi j'ai entrepris, à la suite de bien d'autres auteurs, l'étude de quelques hybrides stériles, observés comparativement, au point de vue cytologique, avec leurs parents, pour voir si l'assise nourricière, dans ces conditions si particulières, ne manifesterait pas quelque réveil de son homologie ancestrale (1).

Il faut avouer tout de suite que je n'ai rien obtenu de démonstratif.

a. *Digitalis luteo-purpurea.*

J'ai étudié, dans les deux premières parties de ce travail, la cytologie des assises nourricière et pollinique des parents *Digitalis lutea* et *Digitalis purpurea*.

Leur hybride, *Digitalis luteo-purpurea* est stérile. Au point de vue cytologique, ses grains de pollen semblent tout à fait normaux, contenant de beaux amyloplastés, des chondriocentes, et des grains c'est-à-dire un chondriome identique à celui des grains de pollen de ses parents. (Voir Fig. 12).

L'élaboration de l'amidon paraît avoir déjà lieu dans la tétrade, comme chez *D. purpurea*, alors que chez *D. lutea* elle ne débute guère qu'au moment où le jeune grain de pollen est libre dans la cavité pollinique. L'assise nourricière a des cellules absolument analogues chez l'hybride et chez ses parents. Il est impossible d'y constater une particularité quelconque.

Je n'ai pas eu plus de succès dans l'étude de *Ægilops ovata* × *Triticum abyssinicum*, et dans celle d'un *Capsella Bursa Pastoris* stérile.

b. *Iris Mlle Schwartz.*

(*Iris Ricardi* Hort.) × *I. pallida* L. var. *dalmatica* Hort. (J. Pilkington, 1928).

(1) Cette étude m'a été suggérée par M. MASCRÉ.

L'Iris *Mlle Schwartz* est un hybride employé comme plante ornementale. Son pollen présente de grandes anomalies.

Lorsque les cellules-mères sont formées, l'assise nourricière et l'assise sporogène présentent un aspect analogue à celui qui a été décrit, pour ce stade, dans les deux premières parties de ce travail. Leur chondriome est normal, à l'état de beaux chondriomeres et de mitochondries. Les anomalies apparaissent pendant les mitoses réductrices. A côté de tétrades semblant normalement constituées, on rencontre alors des cellules-mères présentant de larges bandes de chromatine non reformées en noyaux, ce que l'on peut attribuer très probablement à des mitoses anormales. L'assise nourricière au même stade ne paraît pas atteinte. Elle est formée de cellules plurinucléées, où les plastes sont déjà reconnaissables. Les nucléoles des noyaux ne sont pas régulièrement sphériques, comme on les trouve généralement, ils sont allongés et présentent des étranglements.

Pendant la maturation des quelques grains de pollen formés, l'assise nourricière, dont les cellules se sont développées, est creusée d'énormes vacuoles remplies de produits probablement nutritifs. Entre ces vacuoles, le protoplasme présente, par endroits, des plages d'un aspect particulier. Or les réactions des mucilages tentées sur ces plages : colorations par la solution de rouge de CASSELLA de LUTZ, par l'hématoxyline de DELAFIELD, par le rouge de ruthenium, ont toutes été positives. Le mucilage semble provenir du cytoplasme, se former par endroits distincts, très souvent mais non exclusivement autour des noyaux.

DISCUSSION ET CONCLUSION

On peut se rendre compte, par les faits exposés dans les deux premiers chapitres de cette troisième partie, que la question de l'origine des cellules nourricières est loin d'être résolue. Pour se faire une idée exacte de l'état de cette question, il me semble que le plus simple est de résumer et de discuter tour à tour tous les faits qui ont été cités comme paraissant être en faveur de l'hypothèse de ROSENBERG puis tous ceux qui ont été donnés comme semblant être contre cette même hypothèse.

FAITS PARAISSANT ÊTRE EN FAVEUR DE L'HYPOTHÈSE DE ROSENBERG

Parmi ces faits, il y a d'abord les trois arguments donnés par ROSENBERG lui-même.

1° *La quadripartition des noyaux des cellules nourricières correspond à celle des noyaux des cellules-mères pour donner les tétrades.*

BONNET a objecté, à ce fait, que le nombre de quatre noyaux est un nombre fréquent mais non pas constant, que les cellules du tapis peuvent avoir de 1 à 11 noyaux, 13 noyaux, même, chez *Hepatica* (Coulter); dans l'*Helleborus foetidus*, j'ai moi-même observé que les éléments du tapis étaient toujours uninucléés. D'un autre côté, comme le signale si justement BONNET, des cas d'hybrides ou de Végétaux chloralisés ont montré des cellules-mères où les divisions réductrices ne s'effectuaient plus. Enfin, lorsque des nombres de noyaux supérieurs à quatre ont été trouvés, ceux-ci provenaient du bourgeonnement de deux noyaux-fils ou le plus souvent de quatre noyaux petits-fils.

La division des noyaux a été expliquée par MASCRÉ comme une réaction de la cellule au trop grand apport d'éléments nutritifs. L'équilibre nucléo-plasmatique se trouvant rompu, les noyaux entreraient en caryocinèse (MASCRÉ). On ne voit pas, malgré tout, pourquoi ces mitoses s'arrêteraient lorsque le nombre quatre est atteint, ni pourquoi la cellule ne grossirait pas plutôt que de diviser uniquement son noyau. On ne voit pas non plus pourquoi les membranes ne se formeraient pas.

2° *La division des deux noyaux-fils en deux noyaux petits-fils est simultanée, comme celle des deux noyaux de la cellule-mère pendant la mitose homéotypique.*

Cet argument a été complètement réfuté par BONNET qui a cité, avec juste raison, le travail de BRACHET sur la fécondation de l'œuf des Grenouilles dans lequel il signale que tous les noyaux des spermatozoïdes ne participant pas à la fécondation se divisent simultanément avec le noyau de l'œuf, ce qui semble bien prouver que la caryocinèse serait due à un certain état physiologique de la cellule, état qui intéresse toutes ses parties et qui agit indifféremment, et en même temps, sur tous les noyaux contenus dans cette cellule. BONNET cite, comme contre-partie, les mitoses des

laticifères des Euphorbes qui ne sont pas synchrones, mais la masse de cytoplasme étant alors très grande, on s'explique facilement ce phénomène.

A mon avis, le deuxième argument de ROSENBERG est sans valeur.

3° *La quadripartition des cellules nourricières et des cellules-mères est simultanée.*

Ce fait avait été constaté par ROSENBERG chez *Drosera rotundifolia*. Il n'a pas été vérifié sur d'autres espèces, et BONNET, MASCRÉ, THOMAS ont constaté que les phénomènes caryocinétiques de l'assise nourricière précèdent ceux de l'assise pollinique. J'ai moi-même remarqué des faits analogues : mais il faut bien avouer que, malgré tout, les caryocinèses dans les deux assises ne se produisent jamais à des moments très éloignés l'un de l'autre.

On peut ajouter aux trois arguments de ROSENBERG les faits suivants.

4° *Différenciation de l'assise nourricière aux dépens des cellules sporogènes.*

Le fait observé par ROSENBERG dans le *Zostera marina* prouve péremptoirement l'origine de l'assise nourricière. Malheureusement, personne n'a jamais entrepris de le vérifier, ce qui serait pourtant d'une grande importance puisque cette observation si elle était exacte donnerait la clef du problème.

D'autres auteurs, comme on l'a vu dans l'historique, ont trouvé au tapis une origine sporogène ou mi-sporogène et mi-pariétale. Malheureusement, les vérifications qui ont été tentées sur quelques uns de ces cas ont toujours prouvé que ces observations étaient inexactes, et que le tapis provenait du deuxième cloisonnement de la cellule sous-épidermique privilégiée, suivant le schéma de WARMING. Je crois qu'on peut admettre l'origine pariétale du tapis comme générale, tout au moins chez les Angiospermes, mais je ne pense pas que cette origine soit un argument permettant de réfuter l'hypothèse de ROSENBERG. La raison va en être développée ci-dessous.

5° *Les cellules des assises nourricières et polliniques jeunes ont le même aspect cytologique.*

Chez les espèces qui ont été étudiées dans ce travail, bien que

les cellules de l'assise nourricière proviennent du deuxième cloisonnement de l'initiale sous-épidermique et se différencient même directement, du côté interne, aux dépens des assises sous-jacentes, elles présentent presque toujours (voir les exceptions au chapitre précédent) un aspect identique à celui des cellules sporogènes, c'est-à-dire l'aspect de cellules méristématiques. Ce fait me paraît avoir son importance. Une cellule pollinique n'est, en réalité, qu'une cellule sous épidermique qui se transforme en cellule germinale, prise dans un organe lui-même à l'état embryonnaire : pour cela son cytoplasme devient dense, son noyau volumineux, ses chondriosomes plus nombreux et à l'état de mitochondries et de chondriocotes. Les cellules nourricières, même ne provenant pas d'une seule cellule embryonnaire, se différencient de la même façon aux dépens d'éléments qui sont, eux aussi, des cellules embryonnaires. Finalement, elles ont *exactement* le même aspect. En ce cas, je ne sais pas si l'ordre des cloisonnements de la cellule initiale sous épidermique a bien l'importance qu'on s'attache à lui conférer.

EMBERGER, sans s'occuper en quoi que ce soit de l'hypothèse de ROSENBERG, son travail ayant un tout autre but, a décrit très en détail, chez les Ptéridophytes, la différenciation du sporange aux dépens du parenchyme foliaire. Il a souligné que les cellules perdaient peu à peu leurs caractères cytologiques propres de cellules foliaires, pour devenir, dans l'assise nourricière et dans l'assise pollinique, des cellules méristématiques. Au contraire, dans les autres assises, mécanique par exemple, la dédifférenciation n'a pas lieu ou est atténuée, les plastes subsistant toujours. Il est donc tentant de penser que, dans ce cas, l'évolution plus tardive en tapis et cellules-mères des spores tient à la position relative des cellules qui étaient toutes primitivement potentiellement sporogènes.

6° *Les cellules nourricières et polliniques ont la même évolution.*

On a vu plus haut que les phénomènes caryologiques présentaient de troublantes analogies dans les deux assises. Il en est de même pour le chondriome qui passe, dans les deux cas, par une phase granuleuse.

Enfin, les membranes des cellules du tapis se recouvrent d'or-

nementations présentant les mêmes réactions chimiques et de coloration que la membrane des grains de pollen.

La formation de ces ornementations me paraît difficilement explicable autrement que par la manifestation d'une homologie ancestrale. Bien que ce phénomène ne se produise pas dans toutes les espèces, il n'est pas, à mon avis, dénué de toute importance. Lorsqu'il a lieu, on ne peut pas l'expliquer par la sécrétion d'une substance faisant précipiter certains produits à la surface des membranes, substance qui se trouverait ainsi agir à la fois sur les grains de pollen et sur les cellules du tapis, la formation des ornementations de ces dernières cellules étant toujours de beaucoup postérieure à la formation de la membrane de la microspore. De plus, si on considère ces ornementations comme une réaction de la cellule à certains produits digestifs, on conçoit mal que cette réaction n'ait pas toujours lieu.

FAITS OBJECTÉS A L'HYPOTHÈSE DE ROSENBERG

Certains faits, au contraire, ont été objectés à cette hypothèse. Ils vont être examinés maintenant.

1° *L'absence de synapsis dans les cellules nourricières.*

BONNET a objecté l'absence de synapsis dans l'assise nourricière. Il a ajouté, du reste, que même si on la constatait, cela ne prouverait rien, car celui-ci a déjà été observé dans certaines conditions dans des tissus somatiques tels que des racines.

2° *La différenciation du tapis interne aux dépens des cellules sous-jacentes au tissu sporogène.*

MASCRÉ ayant observé, dans différentes Solanacées, une différenciation très précoce du tapis interne, en conclut que, dans ces conditions, l'hypothèse de ROSENBERG ne peut plus avoir de valeur. J'ai déjà expliqué précédemment qu'il me semble qu'on attribue trop d'importance aux cloisonnements initiaux de l'anthère et l'observation de MASCRÉ me confirme dans cette appréciation. En effet, dans ce cas, une grande partie de l'assise nourricière est déjà différenciée, lorsque la cellule sous épidermique continue à se cloisonner. Il me semble que l'importance de celle-ci en est singulièrement réduite.

MASCRÉ explique ces faits par l'influence des conditions physiologiques : si le tapis interne se différencie plus tôt, c'est qu'il est à proximité du connectif qui apporte les aliments en grande abondance. L'argument est de valeur, mais on ne s'explique plus alors ce qui a lieu dans la majorité des cas, c'est-à-dire lorsque le tapis interne se différencie plus tardivement que le tapis externe.

3° *La non modification du tapis dans le cas des hybrides stériles.*

Mes observations sur l'*Iris* « Mlle Schwartz » pourrait sembler à première vue, une objection à la théorie de ROSENBERG. Les cellules de l'assise nourricière n'ont pas manifesté de retour à l'état gonial. Mais on peut penser que, même si les cellules du tapis avaient des potentialités sporogènes, celles-ci ne pourraient pleinement se manifester : une hybridation impliquant l'avortement de méioses normales ne permettrait pas, *a fortiori*, la réapparition de qualités goniales dans des cellules normalement adaptées à un rôle trophique. En outre, l'assise nourricière est déjà différenciée lorsque les conséquences de l'hybridation, c'est-à-dire l'avortement des grains de pollen, se produit.

Je ne crois pas que l'étude des hybrides puisse apporter la solution du problème que nous nous proposons, mais elle paraît fournir des arguments en faveur de l'hypothèse de ROSENBERG.

4° *La formation d'un periplasmodium aux dépens des cellules nourricières.*

La formation d'un periplasmodium par émigration des cellules nourricières pourrait faire penser que le tapis a une origine tout à fait différente de l'assise nourricière. Il est en effet étonnant de voir, dans les Végétaux vasculaires les plus inférieurs, que la masse plasmodiale provient de prolongements émis par des cellules périphériques alors qu'on pourrait s'attendre d'après l'hypothèse de ROSENBERG, à voir les cellules sporogènes dégénérer sur place.

CONCLUSIONS

On voit, par l'exposé des faits paraissant pour ou contre l'hypothèse de ROSENBERG, qu'il est absolument impossible de conclure. Bien qu'aucun argument ne puisse faire admettre, d'une façon

certaine, cette hypothèse, ni ne puisse la faire rejeter, je terminerai en disant, comme BONNET, que « je penche » plutôt en faveur d'une potentialité sporogène des cellules du tapis.

Aucune autre hypothèse, en effet, ne peut aussi bien expliquer, il me semble, les divers phénomènes qui caractérisent l'assise nourricière. COULTER et CHAMBERLAIN pensent que cette assise est formée de cellules stériles de n'importe quelle origine, différenciées en vue de remplir une fonction physiologique spéciale. C'est une définition qui n'explique aucune des particularités de cette assise, car des cellules glandulaires végétales qui remplissent des fonctions analogues ne les présentent pas. Au contraire, la théorie de ROSENBERG explique sans difficulté, par exemple, les quadripartitions des noyaux et l'ornementation des membranes des assises nourricières.

De plus, beaucoup d'auteurs (JUEL, GATES, TISCHLER), ayant étudié des hybrides stériles, ont été frappés de la ressemblance entre les phénomènes se produisant dans l'assise sporogène revenant à l'état végétatif, et ceux qui caractérisent l'assise nourricière normale. Enfin, pendant la spermatogenèse dans le règne animal, chez les Amphibiens, les Téléostéens, divers Insectes, etc... on constate la dégénérescence de certaines spermatides qui servent à nourrir leurs congénères. Il serait bien étonnant que des cas si nombreux d'*adelphophagie* n'aient pas leur correspondants dans le règne végétal.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

On a vu que l'assise nourricière a été fort peu étudiée, surtout en ce qui concerne les phénomènes cytoplasmiques dont elle est le siège.

Elle présente cependant un intérêt tout particulier : c'est dans le règne végétal la seule assise qui soit spécialisée en vue de remplir une fonction trophique et qui présente, en même temps, la disposition des cellules glandulaires animales, c'est-à-dire une localisation autour d'une cavité dans laquelle est excrété le produit de sécrétion.

Il paraissait donc intéressant d'entreprendre une étude détaillée des phénomènes qu'elle peut présenter sur des échantillons appartenant à des familles très diverses de Végétaux vasculaires ce qui n'avait jamais été tenté.

L'assise sporogène ayant des rapports très étroits avec l'assise nourricière était aussi intéressante à observer étant donné que les travaux la concernant donnaient sur son évolution des appréciations divergentes et qu'ils ne se rapportaient qu'à un petit nombre d'Angiospermes, aucun travail d'ensemble sur cette assise dans les plantes vasculaires, n'ayant encore été fait. La raison, enfin, des analogies évidentes que présentent ces deux assises se pose toujours, et, par là même, la question de l'origine des cellules nourricières par rapport aux cellules polliniques.

Voici les résultats que j'ai obtenus sur ces différents sujets :

I. Le chondriome et le système vacuolaire ont, dans les cellules du tapis de tous les Végétaux vasculaires (exception faite des Lycopodées qui n'ont pas été étudiées ici), une évolution similaire. Cette évolution traduit l'activité trophique présentée par ce tissu durant le cours de son évolution.

II. Dans les premières phases du développement de l'assise nourricière, toutes les cellules renferment un chondriome constitué par des éléments semblables, parmi lesquels on ne peut distinguer les plastes des autres chondriosomes.

A la fin de son développement, les plastes se distinguent toujours, au contraire, des autres chondriosomes par leur élaboration ou par le fait qu'ils deviennent un peu plus gros que les autres. Ces plastes sont, soit des amyloplastes, soit (et c'est le cas le plus général) des protéoplastes. Ces protéoplastes paraissent être analogues à ceux décrits par GUILLIERMOND dans le cytoplasme du sac embryonnaire des Liliacées.

III. Le système vacuolaire, au moment de l'élaboration de la membrane pollinique, prend une apparence polarisée (disposition particulièrement visible chez *Vincetoxicum officinale*). Une grande vacuole, contenant un précipité (qui est un composé phénolique) apparemment peu condensé, occupe le pôle opposé à la cavité pollinique ; de petites vacuoles, à précipités phénoliques plus condensés, occupent le pôle voisin de la lumière glandulaire. L'aspect présenté par les vacuoles, à ce stade, est très comparable à celui décrit dans les cellules sécrétrices animales.

IV. Le système vacuolaire du tapis semble jouer un rôle dans l'élaboration des membranes des grains de pollen.

V. Des grains lipoïdiques osmioréducteurs existent en petit nombre au début dans l'assise nourricière. Ce nombre augmente pendant les mitoses polliniques, puis demeure sensiblement constant.

VI. L'assise nourricière, dans beaucoup d'espèces, a une membrane qui se recouvre d'ornementations (grains, écailles incurvées de toutes grosseurs) peu après la formation des membranes des grains de pollen.

Ces ornementations présentent les mêmes caractères que ceux de la membrane des grains de pollen.

VII. Les tapis plasmodiaux existent certainement et paraissent être fréquents chez les Cryptogames vasculaires. Ils semblent au contraire être l'exception chez les Angiospermes.

VIII. Un periplasmodium a pourtant pu être mis en évidence

dans *Gentiana cruciata*. Il disparaît à la fin de la maturation des grains de pollen, par suite de l'envahissement de la cavité pollinique par des mucilages provenant d'une sécrétion de la membrane de ces grains de pollen.

IX. Dans les exemples étudiés, le periplasmodium provient toujours des cellules du tapis et non de la dégénérescence des cellules sporogènes. L'assise nourricière paraît, de plus, avoir une origine essentiellement pariétale.

X. L'évolution du chondriome et des vacuoles dans l'assise sporogène présente, dans toutes les plantes étudiées, de grandes analogies.

XI. Dans les cellules-mères du pollen, comme au début de l'évolution des cellules de l'assise nourricière, le chondriome est formé d'éléments semblables, parmi lesquels il n'est pas possible de distinguer les plastes des autres chondriosomes. Une partie des éléments, représentant les plastes, se différencie des autres par leur pouvoir d'élaboration. Ils prennent le caractère d'amyloplastes et élaborent de l'amidon chez presque tous les Végétaux appartenant à des familles peu évoluées. Ces amyloplastes sont remplacés par des protéoplastes dans presque toutes les familles hautement différenciées. L'amidon fait même complètement défaut dans toutes les parties florales du *Senecio vulgaris*.

XII. Chez le *Vincetoxicum officinale* les protéoplastes présentent une remarquable analogie morphologique avec les lépidosomes décrits dans certaines cellules animales.

XIII. La formation d'un manteau mitochondrial pendant les mitoses réductrices me paraît due à une mauvaise fixation. Les éléments chondriosomiques ont peut-être une tendance à s'agglomérer autour de la figure de division, et le cytoplasme doit présenter, à ce moment, certaines modifications, car il devient difficile à fixer.

XIV. Les granulations lipoïdiques osmioréductrices, peu nombreuses dans les cellules primordiales des spores, apparaissent en plus grande quantité pendant les mitoses réductrices, puis restent sensiblement constantes jusqu'à la maturation des spores.

XV. La membrane de la pollinie des Asclépiadacées n'est pas cireuse, mais subérifiée.

XVI. Les grains de pollen des Gentianes sécrètent par leurs pores des boules mucilagineuses qui se répandent dans la cavité pollinique.

XVII. L'évolution des assises nourricière et pollinique présente des analogies incontestables : même origine méristématique, même évolution de leur chondriome, de leurs noyaux et dans beaucoup de cas de leurs membranes.

XVIII. L'étude des hybrides n'a rien apporté de démonstratif quant à l'origine des cellules nourricières. Des plages mucilagineuses, dues sans doute à la dégénérescence, ont pu être mises en évidence dans le cytoplasme d'un hybride d'*Iris*.

XIX. Malgré le manque de preuves permettant de conclure à l'exactitude de l'hypothèse de ROSENBERG, j'incline plutôt à croire que les cellules nourricières sont potentiellement sporogènes.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLEN. The early stages of spindle formation in the pollen mother cells of *Larix*. *Annals of Bot.* vol. 17, 1903.
- BAILLON. Dictionnaire de Botanique, 1876.
- BEER. On the development of the [pollen grains and anther of some Onogracæ. *Beih z. Bot. Centralb.* t. 19, 1905.
- BONNET. Ergastoplasme et mitochondries chez les végétaux. *C. R. Ac. Sc.* 1911.
- Recherches sur l'évolution des cellules nourricières du pollen chez les Angiospermes. *Archiv. für Zellforschung.* Bd. 7. Heft 4. p. 604. 1912.
- BONNIER et LECLERC DU SABLON. Cours de Botanique. Paris 1923.
- BOWEN. The distribution of the plastidome during mitosis in pterome cells of *Ricinus*. *La cellule.* t. 39 p. 121. 1929.
- BRONGNIARD. Mémoire sur la Génération et le Développement de l'Embryon dans les végétaux phanérogames. *Ann. sc. nat.* t. 12. p. 14. 1827.
- BURLINGAME. The sporangium of the Ophioglossales. *Bot. Gaz.* t. 44 p. 34. 1907.
- CAMPBELL O. H. A morphological study of *Najas* and *Zanichellia*. *Proc. Calif. Acad. of Sc.* Série III. vol. I. p. 1, 1897.
- The development of the flower and embryo in *Lilaea subulata* H. B. K. *Ann. of Bot.* vol. 12. p. 1. 1898.
- Studies in the Aracées. *Ann. of Bot.* vol. 14. p. 1, 1900.
- CALDWELL. Otis W. On the life history of *Lemna minor*. *Bot. Gaz.* vol. 27. p. 37, 1899.
- CALKINS. Chromatin-réduction and tetrad-formation in Pteridophytes. *Bull. Torrey. Bot. Club.* t. 24 p. 101, 1897.
- CANNON. Studies in plant-hybrids. The spermatogenesis of hybrid cotton *Bull. Torrey. Bot. Club.* t. 30. 1903.
- CHATIN. L'anthère. Paris 1870.
- CHAUVEAUD. De la reproduction chez les Domppte-venin. Thèse de médecine. Paris 1892.
- CORRY. On the Mode of Development of the pollinium in *Asclepias cornuti*. *The trans. of the linn. Soc. of London.* vol. II. p. 75, 1884.
- On the structure and development of the Gymnostegium and the mode of fertilization in *Asclepias cornuti*. *The Trans. of the linn. Soc. of London.* vol. II. p. 75, 1884.

- COULTER. 1898. Contribution to the life history of *Ranunculus*. *Bot. Gaz.* t. 25, 1898.
- COULTER et CHAMBERLAIN. Morphology of Angiosperms. New-York, 1903.
- Morphology of Gymnosperms. 1921.
- COUPIN. Technique microscopique appliquée à l'étude des Végétaux, Paris, 1909.
- DANGEARD. P. A. Sur la structure de la cellule chez l'Iris. *C. R. Ac. Sc.* 1922.
- DANGEARD Pierre. Le vacuome dans les grains de pollen des Gymnospermes. *C. R. Ac. Sc.* t. 176. p. 915. 1923.
- Recherches de biologie cellulaire. Evolution du système vacuolaire chez les Végétaux. *Le Botaniste*. 15^e série. p. 1. 1923.
- DRABBLE et NIERIENSTEIN. On the role of phenols, tannic acids, and oxybenzoic acids in cork formation. *Biochem. Journal* t. 96, p. 102. 1906.
- DEVISÉ (René). Sur la figure achromatique et la plaque cellulaire dans les microsporocytes du *Larix europea*. *La cellule* t. 32. p. 249, 1921.
- DOP (Paul). Recherches sur la structure et le développement de la fleur des Asclépiadacées. Thèse de Sc. nat. Paris 1903.
- DOP et GAUTHIÉ. Manuel de Technique botanique, histologie et microbie végétale. Paris 1928.
- DUFRENOY. Modifications cytologiques dans les poils de *Drosera*. *R. G. de Bot.* 1929.
- DUGGAR. B. M. Studies in the development of the pollen grain in *Symplocarpus foetidus* and *Peltandra undulata*. *Bot. Gaz.* vol. 29 p. 81, 1900.
- ELFING. Studies über die Pollenkörner der Angiospermen. *Jenaische Zeitschrift f. Naturw.* Bd 13, 1879.
- EMBERGER. Sur l'évolution du chondriome dans le sporange des fougères. *C. R. Ac. Sc.* t. 170, p. 469, 1920.
- Recherches sur l'origine et l'évolution des plastides chez les Ptéridophytes. *Arch. Morph. gen. et exp.* 1921.
- Sur l'évolution des plastides chez les Végétaux (Equisétacées) *Assoc. fr. p. avanc. des Sc.* Congrès de Montpellier. p. 330, 1922.
- ENGLER. Beiträge zur Kenntniss der Antherenbildung der Metaspermen. *Jahr. f. wiss. Bot.* t. 10, 1876.
- ENGLER et PRANTL. Pflanzen Familie. Leipzig, Engelmann, 1897.
- ERNST. A. Fortpflanzung der Angiospermen. *Handwörterb. d. Naturwissenschaft.* Bd 4 p. 242, 1913.
- FINN. Male cells in Angiosperms. I. Spermatogenesis and fertilization in *Asclepias cornuti*. *Bot. Gaz.* Bd. 80, 1926.
- FISCHER von Waldheim. Über die Entwicklung der Farnsporen. *Jahrb. f. wissenschaft. Bot.* t. 4. p. 66, 1865.
- FITTING. Bau und Entwicklungsgeschichte der Makrosporen von *Isoetes* und *Selaginella* und ihre Beziehungen für die Kenntniss des Wachstums. *Botanische Zeitung* Bd 58. p. 107. 1900.

- FRYE. Development of the pollen in some Asclepiadacæ. *Bot. Gaz.* t. 32, p. 324, 1901.
- FULLMER. The development of the microsporangies and microspores of *Hemerocallis fulva*. *Bot. gaz.* t. 33, p. 81. 1899.
- GATES. Pollen development in hybrids of *Enothera latax* *Enothera lamarkiana* and its relation of mutation. *Bot. Gaz.* t. 43, 1907.
- GEERTS. Beiträge zur Kenntnis der Cytologie und der partiellen Sterilität von *Enothera Lamarkiana*. *Recueil des travaux botaniques néerlandais* t. 5, 1909.
- GÉNEAU DE LAMARLIÈRE. Recherches sur quelques réactions des membranes lignifiées. *R. G. Bot.* t. 15 1903.
- Sur la présence de certaines substances à réactions aldéhydiques. *Bull. Soc. Bot. de France.* t. 55, p. 1, 65, 129. 1903.
- GOLINSKI. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Androcœums der Gräser *Bot. Centralbl.* Bd 55, p. 1. 1893.
- GÖBEL. Organographie der Pflanzen. Iena, 1901.
- GRÉGOIRE. La formation de gemini hétérotypiques dans les Végétaux. *La cellule* t. 24 p. 367. 1907.
- GUÉRIN (P.). Développement de l'anthère et du pollen des Labiées *C. R. Ac. Sc.* t. 168 p. 182, 1919.
- Le développement de l'anthère et du pollen chez les Gentianes. *C. R. Ac. Sc.* t. 179, p. 1620. 1924.
- L'anthère des Gentianacées. Développement du sac pollinique. *C. R. Ac. Sc.* t. 180, p. 852, 1925.
- GUIGNARD. Recherches sur le développement de l'anthère et du pollen des Orchidées. *Ann. des Sc. nat. Bot.* 1882.
- Sur la formation et la différenciation des éléments sexuels qui interviennent dans la fécondation. *C. R. Ac. Sc.* 1890.
- Sur le mode particulier de formation du pollen chez le *Magnolia* *C. R. Ac. Sc.* 1898.
- Anthérozoïdes des Végétaux angiospermes. *Rev. Gén. de Bot.* 1899.
- Sur la formation du pollen. *C. R. Ac. Sc.* t. 160, p. 428, 1915.
- Nouvelles observations sur la formation du pollen chez certaines Monocotylédones. *C. R. Ac. Sc.* t. 160. 1915.
- Sur l'existence de corps protéiques particuliers dans le pollen de quelques Asclépiadées. *C. R. Ac. Sc.* t. 175, p. 1015, 1922.
- GUILLIERMOND. Recherches cytologiques sur le mode de formation de l'amidon et sur les plastes des Végétaux. *Arch. Anat. micros.* t. 14, p. 309. 1912.
- Sur les mitochondries des organes sexuels des Végétaux. *C. R. Ac. Sc.* 1912.
- Recherches sur l'origine des plastes (leuco-chloro et chromoplastes) des Végétaux et sur le mode de formation de l'amidon. *Arch. Anat. microsc.* 1912.
- Etat actuel de la question de l'évolution et du rôle physiologique des mitochondries. *R. gén. de Bot.* t. 31, 1914.
- Sur la signification du chondriome. *Rev. gén. de Bot.* t. 30, 1918.

- Sur le rôle du chondriome et les formations du sac embryonnaire des Liliacées. *C. R. Ac. Sc.* 1919.
- Sur l'évolution du chondriome pendant la formation des grains de pollen dans les Liliacées. *C. R. Ac. Sc.* 1920.
- Sur l'évolution du chondriome pendant la formation des grains de pollen de *Lilium candidum*. *C. R. Ac. Sc.* t. 170 p. 1003, 1920.
- Recherches sur l'évolution du chondriome pendant le développement du sac embryonnaire et des cellules mères des grains de pollen dans les Liliacées et sur la signification des formations ergastoplasmiques. *Ann. des Sc. nat. Bot.* t. 6, p. 5. 1924.
- Recherches ultra microscopiques sur les cellules végétales. *R. G. de Bot.* t. 42, 1930.
- HANNING E. Über die Bedeutung der Periplasmodien I. Die Bildung des Perispor bei Equisetum. *Flora.* t. 102, p. 210, 1911.
- HOFMEISTER W. Über die Entwicklung des Pollens. *Bot. Zeitschr.* t. 6, 1843.
- Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen u. s. w. Leipzig, 1851.
- HOMEDÉS, Juan. Datos para una interpretación endocrina de las células de tapiz de los sacos polínicos. *Boletín r. socied. esp. hist. nat.* t. 28, p. 315, 1928.
- HEIMLICH. La microsporogénèse chez *Cucumis sativus*. *La cellule* t. 39, p. 724, 1929.
- HOMÈS M. Développement des feuilles et des tentacules chez *Drosera intermedia* « Hayne ». Comportement du vacuome. *Ac. Roy. de Belgique.* t. 14, p. 7088, 1928.
- Contribution à la cytologie des plantes carnivores. Le vacuome, au cours de la digestion, dans les tentacules de *Drosera rotundifolia*. *C. R. Soc. biol.* t. 101, p. 1170, 1929.
- Contribution à la cytologie cellulaire des plantes carnivores. Réaction des *Drosera* à deux agents d'altération : la plasmolyse et les alcalis. *C. R. Soc. Sc. biol.* t. 102, p. 64, 1929.
- La question des plantes carnivores principalement au point de vue cytologique. *Bull. Soc. roy. de Belgique.* t. 61, p. 147, 1929.
- HUMPHREY. Nucleolen und Centrosomen. *Ber. d. Bot. Gesell.* t. 12, p. 108, 1894.
- HUSS. Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Antipoden. Inaug. Dissert. Zürich. 1906.
- JACOBSON PALEY (Mme). Le periplasmodium dans les anthères de *Farum maculatum*. *Bull. Soc. Bot. Genève.* p. 306, 1920.
- JUEL. Die Kerntheilung in den Pollenmutterzellen von *Hemerocallis fulva*. *Jahrb. f. w. Bot.* Bd 20 p. 205. 1897.
- Beiträge zur Kenntniss der Tetradentheilung *Jahrb. f. wiss. Bot.* t. 35, p. 650, 1900.
- Untersuchungen über die Anflösung der Tapetenzellen in den Pollensäcken der Angiospermen *Jahrb. f. wissensch. Bot.* t. 56, p. 337, 1915.

- KIRBY KATHLEEN S. N. The development of chloroplasts in the spores of *Osmunda* *Journ. Roy. microsc. Soc.* p. 10, 1928.
- KOSMATH LOTTE. Studien über das Antherentapetum *Osterreich. Botan. Zeitschr.* 1927.
- KRJATCHENKO-DOUZE. De l'activité des chondriosomes pendant le développement des grains de pollen et des cellules nourricières du pollen dans *Lilium croceum* Chaix. *Rev. Gén. Bot.* t. 37, 1925.
- KRUPKO STEPHAN. Les plastides et le chondriome pendant la gonogénèse dans le *Gagea lutea*. *Acta Societ. Botanicorum Poloniae*. Vol. 4, N° 1, 1926.
- KNUTH. Handbuch der Blüten. Biologie. 1898-1899.
- LANGERON. Précis de microscopie. 1916.
- LENOIR. Constitution d'un liquide nourricier aux dépens des couches de cellules sous épidermiques du sporange chez *Equisetum palustre*. *C. R. Soc. biol.* t. 105, p. 593, 1930.
- LEWITSKY. Über die Chondriosomen in Pflanzenzellen. *Berich. deutsch. Bot. Gesell.* t. 28 p. 538, 1910.
- Die Chondriosomen in der Gonogenese bei *Equisetum palustre*. *L. Arch. f. wiss. Bot.* 1925.
- LUBIMENKO et MAIGE. Recherches cytologiques sur le développement des cellules-mères du pollen chez les Nymphéacées. *Rev. Gen. bot.* vol. XIX, 1907.
- LUTZ. Contribution à l'étude chimique et botanique des gommés. *Thèse pharmacie*, 1895.
- LUXEMBURG ANNA. Recherches sur l'évolution des cellules nourricières du pollen chez les conifères. *Arch. Nank. Biologie. Tow. Naukowego Varsovie*, t. 1, 1923.
- Recherches cytologiques sur les grains de pollen chez les Malvacées. *Bulletin de l'Ac. Pol. des Sc. et des Lettres. Série B.* 1927.
- MA. The chloroplasts of *Isoetes melanospora*. *Am. journ. Bot.* t. 15, 1928.
- MANGENOT. Recherches sur les constituants morphologiques du cytoplasme. *Thèse* 1922.
- Sur les phénomènes de fragmentation vacuolaire dits d'aggrégation. *Arch. anat. microsc.* t. 25, p. 507, 1929.
- Sur les phénomènes dits d'aggrégation et la disposition des vacuoles dans les cellules conductrices. *C. R. Ac. Sc.* t. 188 p. 1431, 1929.
- MANGENOT et ZWEIBAUM. Application à l'étude histochemique des Végétaux d'une méthode permettant la coloration vitale et post-vitale des graisses de la cellule animale. *C. R. Soc. biol.* t. 89, p. 540, 1923.
- MANGIN (Louis). Observations sur le développement du pollen. *Bull. Soc. Bot. France* t. 36, p. 386, 1889.
- Observations sur la membrane du pollen mûr. *Bull. Soc. Bot. France.* t. 36, p. 274, 1889.
- Sur les réactifs colorants des substances fondamentales de la membrane. *C. R. Ac. Sc.* 1890.

- MANGIN (Louis). Sur les composés pectiques dans les Végétaux. *Journ. Bot.* t. 5, p. 400, 440, 1891. — t. 6, p. 211, 1892.
- Sur l'emploi du rouge de ruthenium en Anatomie végétale. *C. R. Ac. Sc.* t. 116, p. 653, 1893.
- MASCRÉ (Marcel). Sur le rôle de l'assise nourricière du pollen. *C. R. Ac. Sc.* t. 168, p. 1120, 1919.
- Nouvelles remarques sur le rôle de l'assise nourricière du pollen. *C. R. Ac. Sc.* t. 168, p. 1214, 1919.
- Recherches sur le développement de l'anthere chez les Solanacées (Contribution à l'étude de l'assise nourricière du pollen. Thèse Paris, 1921.
- Sur l'étamine des Borraginées. *C. R. Ac. Sc.* t. 175, p. 987. 1922.
- Sur le periplasmodium staminal des Commélinacées. *C. R. Ac. Sc.* 1925.
- Sur l'évolution de l'étamine des Commélinacées. *Bull. Soc. Bot. France.* t. 72, p. 1060, 1925.
- Sur le tapis staminal et le grain de pollen de l'*Arum maculatum*. *C. R. Ac. Sc.* t. 186 p. 1642, 1928.
- MAY LION (Mlle). A contribution to the life history of *Euphorbia corollata*. *Bot. Gaz.* t. 25, p. 418. 1898.
- MEVES. Über das Vorkommen von Mitochondrien b. z. w. Chondriomiten in Pflanzenzellen. *Ber. der. deutsch. Bot. Gesell.* Bd. 22. 1904.
- MIRBEL. Recherches anatomiques et physiologiques sur le *Marchantia polymorpha* pour servir à l'histoire du tissu cellulaire de l'épiderme et du stomate. *Mém. Ac. Sc.* t. 13, p. 337 1835.
- Compléments des observations sur le *Marchantia polymorpha* suivi de recherches sur les métamorphoses des utricules et sur l'origine, les développements et la structure de l'anthere et du pollen des Végétaux phanérogames. *Mémoire de l'Ac. des Sc.* t. 13, p. 375, 1835.
- MOLISCH. Mikrochemie der Pflanzen 2^e éd. Iena. 1921.
- MOLLIARD (Marin). Sur la formation du pollen dans les ovules du *Petunia hybrida*. *R. G. de Bot.* t. 8, p. 49, 1896.
- Homologie du massif pollinique et de l'ovule. *R. G. de Bot.* t. 8, p. 273, 1896.
- MOORE. *Journ. Linn. soc.* London Bot. t. 27, p. 527, 1891.
- MURBECH. Über die Embryologie von *Ruppia rostellata* Koch. *K. S. V. Vet. Akad. Handl.* t. 36, 1902.
- NAEGELI. Zur Entwicklungsgeschichte des Pollens. Zurich. 1842.
- NAGEOTTE. Organisation de la matière dans ses rapports avec la vie. 1922.
- NEMEC. Über die Einwirkung des Chloralhydrats auf die Kern und Zelltheilung. *Jahrb. fur. Wiss. Bot.* t. 39. 1904.
- Das Problem der Befruchtungs vorgange, und andere zytologische Fragen. Berlin, 1910.
- NICOLOSI-RONCATI. Formazione mitochondriali negli elementi sessuali maschili dell *Helleborus foetidus*. *Rend. R. Ac. des Sc. fiss. e nat. di Napoli.* 1910.

- NOACK KONRAD. Untersuchungen über die individualität der Plastiden bei Phanerogamen. *Zeischrift f. Botanik*. p. 5. 1921.
- PARAT (Maurice). Contribution à l'étude morphologique et physiologique du cytoplasme de la cellule animale. *Arch. Anat. microsc.*, 1928.
- Evolution phylo- et ontogénétique du vacuome du chondriome actif et du « système » ou de la « zone de Golgi » de la cellule animale. *C. R. Ass. des Anat.* Amsterdam. 1930.
- MARGUERITE et MAURICE. Essai d'analyse histo-chimique et morphologique de la zone de Golgi (Cellules de la glande pelvienne du Triton, cellules intestinales de Triton et d'A-xolotl). *Arch. Anat. microsc.* t. 26, p. 447, 1930.
- PARTINGTON (J. R.) and Huntingbord. The reduction of ac. osmic by lipoids. *Journal. Roy. London*. 1921.
- PIECH (K.). Zur Entwiccklung der Pöllenkörner bei *Scirpus lacustris*. *Bull. Ac. Pol. Sc. et lettres*. Série B. 1924.
- Über die Teilung der primären Pollenkerns und die Entstehung der Spermazellen bei *Scirpus palustris* L. *Bull. Ac. Pol. Sc. et lettres*. série B. 1924.
 - Zytologische Studien an der Gattung *Scirpus*. *Bull. Ac. Pol. Sc. et lettres*. série B. 1928.
- PROSINA. Verhalten der Chondriosomen bei der Pollentwicklung von *Larix Dahurica* Turcz. 1928.
- Py (Germaine). Sur l'évolution du chondriome pendant la formation des grains de pollen d'*Helleborus foetidus*. *C. R. Soc. biol.* t. 101, p. 919. 1929.
- Recherches cytologiques sur l'assise nourricière des grains de pollen d'*Helleborus foetidus*, *Euphorbia Sauliana* et *E. peplus*. *C. R. Ac. Sc.* t. 189, p. 1298, 1929.
 - Sur l'évolution des constituants cytoplasmiques pendant la formation des grains de pollen et de l'assise nourricière chez *Senecio vulgaris*. *C. R. Ac. Sc.* t. 190, p. 888, 1930.
 - Sur l'évolution des constituants cytoplasmiques des cellules polliniques de *Vincetoxicum officinale*. *C. R. Ac. Sc.* t. 191, p. 1406, 1931.
 - Sur l'évolution des constituants cytoplasmiques de l'assise nourricière du pollen chez *Vincetoxicum officinale*. *C. R. Ac. Sc.* t. 191, p. 1262, 1931.
- QUINTANILHA. O problema das plantas carnivoras : estudo citofisiologico da digestão no *Drosophyllum lusitanicum*. Coimbra. 1926.
- RADU. Structure histologique et cytologique du canal déférent chez *Armadillidium vulgare* Latr. *Arch. de Zoo. exper. et gen.* t. 70, p. 1, 1930.
- REGAUD. Un procédé pour empêcher le décollement des coupes à la paraffine destinées à être colorées sur lame. *Bibliog. anatomique*. t. 9, p. 51, 1901.
- Etudes sur la structure des tubes séminifères et sur la spermatogénèse chez les mammifères. *Archiv. Anat. microsc.* t. XI, fasc. II et III, p. 291, 1910.

- REGAUD. Les mitochondries, organites de la fonction éleclétique et pharmacopexique des cellules. *Rev. de Médecine*. 1911.
- ROSANOFF. Zur Kenntniss des Baues und der Entwicklungsgeschichte des Pollens der *Mimosæ*. *Jahrb. f. wiss. Bot.* t. 4, p. 441, 1865.
- ROSENBERG. Physiologisch cytologische Untersuchungen über *Drosera rotundifolia*. Dissert. Upsala 1899.
- Über die Pollenbildung von *Zostera*. *Meddel. Stockholms Hoegsk. Bot. Inst.* 1901.
- Über die Embryologie von *Zostera marina*. L. Bihang. Till. S. Vet. Akad. Handl. t. 27, 1901.
- RULHAND. Beiträge zur Kenntniss der Permeabilität der Plasmahaut. *Jahrb. f. w. Bot.* 1903.
- SANIO. Beitrag zur Kenntniss der Entwicklung der Sporen von *Equisetum palustre*. *Bot. Zeitsch.* t. XIV, p. 177, 1856.
- SAPEHIN. Über das Verhalten der Plastiden im Sporogenen Gewebe *Ber. d. D. Bot. Gesell.* t. 29, p. 491, 1911.
- Recherches sur l'individualité des plastides. *Berich. d. D. Bot. Gesell.* t. 31, 1913.
- SCHNARF (K.). Über das Verhalten des Antherentapetums einiger Pflanzen. *Osterr. botan. Zeitschrift.* t. 72, 1923.
- SEEFELDNER. Die Polyembryonie bei *Cynanchum Vincetoxicum* *Ber. d. Kais. Akad. d. Wiss.* Bd. 121, 1912.
- SENJANINOVA (H.). Origin of plastids during sporogenesis in mosses. *Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische anatomie* 1927.
- Chondriokinese bei *Nephrodium molle*. Desv. *Zeitschrift für Zellforschung und mikroskopische Anatomie*, t. 6, Heft 4, 1927.
- SHATTUCK. Morphology of *Ulmus americana*. *Bot. Gaz.* t. 40, 1905.
- SHREVE. Developpement et anatomie du *Sarracenia purpurea*. *Bot. Gaz.* t. 42, 1906.
- SOUZA VIOLANTE (J.M.). La parasyndèse de *Balsamina hortensis* et *Campanula persicifolia*. *La cellule*, t. 39, p. 233, 1929.
- STARR (Mlle Anna). The microsporophylls of ginkgo. *Bot. Gaz.* t. 49, p. 51 à 99, 1910.
- STEVENS. Ueber Chromosomentheilung bei der Sporenbildung der Farne. *Ber. Deutsch. Bot. gesellsch.* t. 16, p. 261, 1898.
- STRASBURGER. Zellbildung und Zelltheilung. Iena. 1880.
- Über den Bau und das Wachsthum der Zellhäute, Iéna. 1882.
- Über den Theilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältniss der Kerntheilung nun Zellkerne *Arch. micro. Anat.* p. 497, 1882.
- Über Wachsthum vegetabilischer Zellhäute (*Histologische Beitrage. Heft. II.* 1889.
- Einige Bemerkungen zu der Pollenbildung bei *Asclepias*. *Berichte der deutsch. Bot. Ges.* 1901.
- TANGL. Die kern und Zelltheilung bei der Bildung des Pollens von *Hemerocallis fulva*. *Deuksscher d. Math. naturw. cl. de K. Ac. zu wein.* 1882.

- THOMAS (Robert). Recherches cytologiques sur le tapis staminal et sur les éléments polliniques chez les Angiospermes. Thèse pharmacie. 1931.
- TIPPMAN (P.). Untersuchungen über die Schicksale der Tapetenzellen in den Sporangien der Pteridophyten. *Planta*. t. 6, p. 659, 1928.
- TISCHLER. Über die Entwicklung des Pollens und der Tapetenzellen bei Ribes Hybriden. *Jahrb. f. w. B.* Bd 42, p. 545, 1906.
- Über die Entwicklung der Sexualorgane bei einem sterile Bryonia Bastard. *Ber. deutsch. Bot. Gesell.* t. 24, 1906.
- Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen. *Arch. f. Zellf.* 1908.
- Untersuchungen über die Entwicklung des Bananen Pollens. *Archiv. für Zellforsch.* t. 5, H, 4, p. 622, 1910.
- Die Periplasmodiumbildung in den Antheren der Commelinaceen und Ausblicke auf das Verhalten der Tapetenzellen bei den übrigen Monokotylen. *Jahrb. f. w. Bot.* Bd 55, p. 53, 1915.
- Allgemeine Pflanzenkaryologie. Berlin 1921.
- UBISCH. (G.) Kurze Mitteilungen zur Entwicklungsgeschichte der Antheren. *Planta* Bd. 3 p. 490, 1927.
- VAN TIEGHEM. *Traité de Botanique*. Paris 1891.
- VOLKONSKY. Sur une nouvelle modification de la technique de Altmann. *Bull. hist. appl. à la physiol. et à la pathol. et de technique microscopique*, t. 5 p. 220, 1928.
- WAGNER. Sur les chondriosomes et les plastides pendant la formation du pollen chez *Veratrum album*. L. *Mem. Soc. Nat. Kiew*. vol. 25, 1915.
- Evolution du chondriome pendant la formation des grains du pollen chez les Angiospermes. *Biologia generalis*. Bd. 3 Heft. 1/2 p. 15. 1927.
- WARMING. Untersuchungen über pollenbildende Phyllode und Kaulome Hanstein's *Bot. Abhandl.* 1873.
- WARMING. Lehrbuch der Allgemeine Botanik. 1907.
- WEBB. Morphologic study of the flower and embryo of Spirale. *Bot. Gaz.* t. 33, 1902.
- WIEGAND. The development of the microsporangium and microspores in Convallaria and Potamogeton. *Bot. Gaz.* vol. 28, p. 328. 1899.
- WILLE. Über die Entwicklungsgeschichte der Pollenkörner der Angiospermen und das Wachstum der Membranen durch Intusuccception. *Christiana Vidensk selbk Forhandl.* n° 5, p. 41, 1886.
- WISSELINGH. On the tans for tanning in the living plant and on the physiological significance of tanin. *Konin Akad. Wet.* Amsterdam. 1910.
- WOYCICKI. Sur les corps mitochondriaux dans les gonotocontes et les gones des grains de pollen de *Malva sylvestris*. C. R. de la Soc. Sc. de Varsovie. 1912.
- Über die Einwirkung des Athers und des Chloroforms auf die Teilung der Pollenmutterzellen und deren Produkte bei *Larix dahurica*. *Bull. int. de l'Acad. des Sc. de Cracovie* 1906.

WOYCICKI. Quelques remarques à propos de mes recherches sur la formation du pollen chez les Malvacées. *Acta Societ. Botanicorum Poloniæ*. Vol. 1. Nr. 1 1923.

— Cytolyse bei *Nicotiana* and *Larix* *Acta Societ. Bot. Poloniæ*. vol. VIII, 1931.

WYLIE. Sperms of *Vallisneria Spiralis*. L. *Bot. Gaz.* vol. 75, 1924.

YAMANOUCHI (Shigeo). Sporogenesis in *Nephrodium* *Bot. Gaz.* vol. 42. 1908.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

Cellules d'*Equisetum arvense*, de *Todea barbara* et de *Ginkgo biloba*.

Equisetum arvense.

- Fig. 1. Figure caryocinétique (télaphase) dans une jeune cellule d'assise nourricière.
- Fig. 2. — Fragment de cytoplasme avec son chondriome dans un périplasmodium âgé. Les amyloplastes P sont très gros.
- Fig. 3. — Cellule-mère des spores.
- Fig. 4. — Spore mûre avec ses gros amyloplastes P et son chondriome inactif c.

Todea barbara.

- Fig. 5. — Une cellule d'assise nourricière au stade « cellule-mère ».
- Fig. 6. — Une cellule-mère peu avant les mitoses réductrices. (Fixation au sublimé additionné de formol).
- Fig. 7. — Cellule mère dont le noyau est en diacinèse. Les gemini peuvent être comptées. (Fixation au sublimé additionné de formol).
- Fig. 8. — Une métaphase hétérotypique vue de profil.
- Fig. 9. — Une anaphase homéotypique.
- Fig. 10. — Petits plastes P dans une des cellules d'une tétrade.
- Fig. 11. — Gros amyloplastes dans un très jeune grain de pollen.

Ginkgo biloba.

- Fig. 12. — Une jeune cellule primordiale.
- Fig. 13. — Une cellule-mère avec amyloplastes P.

PLANCHE II

Cellules de *Ginkgo biloba*, d'*Allium nutans*, d'*Helleborus fatidus* et d'*Euphorbia sautiana* et *peplus*.

Ginkgo biloba.

- Fig. 14. — Une métaphase hétérotypique dans une cellule-mère.
- Fig. 15. — Une télaphase hétérotypique vue du pôle, dans une cellule-mère. (On voit de petits amyloplastes P).
- Fig. 16. — Un jeune grain de pollen. Les amyloplastes P deviennent plus nombreux.
- Fig. 17. — Une cellule d'assise nourricière. Le noyau laisse apercevoir de grosses masses chromatiques. Les plastes P commencent à devenir visibles.

Allium nutans

- Fig. 18. — Une métaphase hétérotypique dans une cellule mère.
- Fig. 19. — Une télaphase hétérotypique.
- Fig. 20. — Une tétrade pollinique.

Fig. 21. — Protéoplastes P dans une cellule de l'assise nourricière lorsque les jeunes grains de pollen deviennent libres dans la cavité pollinique.

Helleborus foetidus.

Fig. 22. — Une très jeune cellule d'assise nourricière.

Fig. 23. — Une mitose dans une cellule primordiale. Remarquer l'analogie entre cette cellule et celle ci-dessus.

Fig. 24. — Une cellule nourricière pendant le stade « cellule mère ».

Euphorbia peplus

Fig. 25. — Jeune cellule primordiale.

Euphorbia sauliana.

Fig. 26. — Une cellule nourricière lorsque les jeunes grains de pollen sont formés. Jeunes protéoplastes P.

PLANCHE III

Cellules d'*Euphorbia sauliana*, de *Gentiana cruciata* et de *Senecio vulgaris*.

Euphorbia sauliana.

Fig. 27. — Une cellule nourricière pendant la maturation des grains de pollen. Les protéoplastes P grossissent, la membrane commence à s'épaissir par place.

Fig. 28. — Une cellule plus âgée d'assise nourricière. Les ornements de la membrane donnent en coupe l'apparence de festons. P : très gros protéoplastes.

Fig. 29. — Une cellule d'assise nourricière très âgée en voie de dégénérescence.

Gentiana cruciata.

Fig. 30. — Une cellule-mère.

Fig. 31. — Fragment de periplasmodium dans lequel on distingue nettement les plastes P.

Fig. 32. — Fragment de periplasmodium plus âgé avec gros protéoplastes P.

Senecio vulgaris.

Fig. 33. — Une cellule primordiale.

Fig. 34. — Une cellule-mère.

Fig. 35. — Une cellule-mère dont le noyau est en synapsis.

Fig. 36. — Métaphase hétérotypique dans une cellule-mère.

Fig. 37. — Télaphase homéotypique dans une cellule-mère.

Fig. 38. — Très jeune cellule d'assise nourricière.

Fig. 39. — Une cellule d'assise nourricière pendant la maturation des cellules mères.

Fig. 40. — Une cellule nourricière lorsque les cellules-mères entrent en méiose.

Fig. 41. — Cellule de l'assise nourricière pendant la maturation des grains de pollen.

Fig. 42. — Une cellule du tapis très âgée.

TABLE DES MATIÈRES

	Pages
Introduction.....	5
Technique et matériel.....	9
<i>Première partie</i>	
Etude de l'assise nourricière des microspores.....	23
Historique.....	25
Recherches personnelles.....	29
Discussion et conclusions.....	55
<i>Deuxième partie.</i>	
Etude de l'assise sporogène.....	71
Historique.....	73
Recherches personnelles.....	79
Discussion et conclusions.....	107
<i>Troisième partie</i>	
Comparaison entre les assises nourricière et pollinique.....	121
Conclusions générales.....	135
Index bibliographique.....	139
Explication des planches.....	149

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

- 1° La polyploïdie chez les animaux.
- 2° La structure moléculaire des fibres naturelles.

Vu et approuvé
Paris, le 19 mars 1932
Le Doyen de la Faculté des Sciences,
C. MAURAIN

Vu
et permis d'imprimer.
Le Recteur
de l'Académie de Paris.
S. CHARLÉTY





